

Una aproximació a la paleoecologia de les illes

Josep Antoni ALCOVER¹, Pere BOVER¹ i Bartomeu SEGUÍ²

¹Institut Mediterrani d'Estudis Avançats. (CSIC-UIB). Cta de Valldemossa km 7,5. 07071 Ciutat de Mallorca. Balears - Spain. e-mail: ieajat@ps.uib.es

²Departament de Ciències de la Terra. Facultat de Geografia. Universitat de les Illes Balears. Cta de Valldemossa km 7,5. 07071 Ciutat de Mallorca. Balears - Spain. e-mail: dctbse4@ps.uib.es

Alcover, J.A., Bover, P. i Seguí, B. 1999. Una aproximació a la paleoecologia de les illes. Mon. Soc. Hist. Nat. Balears 6 / Mon. Inst. Est. Bal. 66: 169-204. ISBN: 84-87026-86-9. Palma de Mallorca.

Es presenta una aproximació a l'ecologia de les illes des d'una triple perspectiva. En primer lloc, s'exploren les relacions entre àrea insular i nombre d'espècies a diferents arxipèlags. Les dades disponibles sobre aquesta relació en el passat no recolzen la teoria de la biogeografia insular de MacArthur i Wilson (1967). En segon lloc, s'explora l'ocupació de gremis ecològics seleccionats (els depredadors de vertebrats de talla mitjana i gran i els herbívors folívors de talla mitjana i gran) a les illes. En els dos exemples explorats els ocells tenen una importància relevant, enfront del que esdevé als continents. En tercer lloc, es presenten dades sobre la vegetació del passat d'illes seleccionades. Els canvis esdevenguts a les illes rera l'arribada dels humans han afectat tant les espècies com l'estructura de les comunitats vegetals.

Paraules clau: Illes, Ecologia, Superdepredadors, Folívors, Vegetació.

An approach to the palaecology of the islands.

From three different perspectives we present an approach to the ecology of the islands in the past. First, we analyse the linear relationships between island area and number of species in several archipelagoes. The data coming from the analysis of a such relationship in the past do not support the theory of island biogeography of MacArthur and Wilson (1967). Second, we analyse the occupation of selected guilds on islands. The two analysed guilds are those of predators of large- and middle-sized vertebrates and large- and middle-sized folivores. In both cases, birds display a relevant paper, in a clear contrast to the mainland situation. Third, we present some data on the past vegetation of selected islands. Human arrival affected the particular species as well as to the structure of vegetal communities.

Keywords: Islands, Ecology, Top predators, Folivores, Vegetation.

Introducció

Les faunes i flors insulars actuals han fascinat des de fa més d'un segle els biòlegs que les han estudiat (vgr., Darwin, 1859; Wallace, 1883). Les primeres aproximacions a l'estudi naturalístic de les illes posaren l'èmfasi en el caràcter singular de les seves faunes i flors, amb elevats percentatges d'espècies endèmiques, així com en la pobresa de les faunes i flors de les illes anomenades 'oceàniques' a la literatura científica clàssica. Foren els mateixos primers autors que estudiaren les faunes i flors insulars els que detectaren que les relacions ecològiques que es donaven a les illes diferien de les observades als continents. Primer es varen fer observacions sobre l'autoecologia d'espècies insulars concretes. Els estudis sobre el que es pot anomenar l'ecologia de les illes, o estudis sin ecològics de les illes, no començaren sinó més endavant.

A hores d'ara podem dir que existeix una abundant, i sobretot escampada, literatura sobre l'ecologia de les illes, bé que d'estudis globals n'hi ha pocs (vgr., Gorman, 1979; Williamson, 1981; Vitousek et al., 1995; Grant, 1998). Molts dels treballs tracten sobre punts concrets de l'ecologia d'illes concretes (vgr., Wagner i Funk, 1995; Thorton, 1996). Els treballs que estudien aspectes particulars de l'ecologia de les illes contrastant-los amb el que esdevé a les regions continentals són menys, i encara són menys els que tracten de definir patrons d'ecologia insular (el conjunt dels quals ha estat anomenat "síndrome d'insularitat" per Blondel, 1986) contrastables amb els patrons d'ecologia continentals. L'ecologia de les illes sovint no s'ha enfocat comparativament amb l'ecologia dels continents, sinó dintre de la mateixa perspectiva de l'estudi global de les relacions entre les plantes i els animals. Aquest enfocament tot sol, és clar, és limitat, car no permet definir patrons ecològics particulars insulars que contrastin amb els patrons que s'observen als continents, i en conseqüència redueix les anàlisis que es fan a estudis de casos concrets,

sense promoure inferències de contrastació i aplicabilitat més generals. El resultat és que sovint es consideren les relacions ecològiques que es donen a les illes com a anòmales, com a rareses que no s'ajusten als patrons generals, al que podríem dir la veritable ecologia, l'ecologia de les biotes continentals. En altres paraules, les anàlisis fetes sobre l'ecologia de les illes sovint es converteixen en merament anecdòtiques, en simples relats del que passa a uns mons apart, als quals cada investigador dóna diferent importància, i amb això es priva els investigadors d'una eina molt potent per comprendre millor la globalitat del nostre món.

Tot i que els estudis ecològics a les illes sovint no emfatitzen les conseqüències del fet insular, s'han publicat algunes aproximacions a l'estudi de l'ecologia de les illes com a disciplina individualitzada. S'ha de dir que aquestes aproximacions sí que han estat considerades com a eines potents per a la comprensió de la naturalesa. Així, entre aquestes aproximacions globals, n'hi ha que s'han realitzat a partir de l'estudi de la relació entre l'àrea de les illes i el nombre d'espècies que contenen. A pesar que l'estudi de les relacions entre les àrees i els nombres de les espècies que hi viuen és aplicable tant a àrees continentals com a illes, ha estat a les illes on més s'ha desenvolupat. La clara delimitació física del territori sens dubte n'ha estat la causa. L'aparent correlació entre l'àrea i el nombre d'espècies, juntament amb una suposada estabilitat del nombre d'espècies que hi ha a cada illa va generar una de les teories més famoses de l'ecologia, l'anomenada teoria de l'equilibri (MacArthur i Wilson, 1963; 1967). Aquesta teoria es fonamenta en una anàlisi de les relacions entre els processos d'immigracions i extincions que esdevenen a les illes. Fou elaborada inicialment per Preston (1962) i per MacArthur i Wilson (1963; 1967) i va generar una bibliografia abundant, bé que ha estat criticada per nombrosos autors. El seu gran atractiu va consistir en donar peu a que les illes, unitats petites i discretes, de fàcil manipulació i aptes per a una senzilla experi-

mentació, entrassin en l'ecologia predictiva. Les principals crítiques que se n'han fet qüestionen aquesta teoria en base a dades paleontològiques i en base a diferents interpretacions ecològiques. Durant els anys setanta i la primera part dels anys vuitanta fou una teoria present a àmbits tan dispersos com la biogeografia i la biologia de la conservació. La seva aplicabilitat en gestió del territori tengué també nombrosos seguidors i detractors.

Un segon enfocament dintre dels estudis d'ecologia insular prové de l'anàlisi de les diferents interaccions entre plantes i animals, entre els animals i entre les plantes a les illes. Aquestes interrelacions poden ésser de depredació, de competència, de parasitisme, mutualístiques o mixtes. En general els treballs que es poden incloure dintre d'aquest grup no solen posar l'èmfasi en el fet insular, sinó que solen descriure i interpretar les relacions ecològiques talment com si es tractàs de les relacions ecològiques esdevingudes als continents. No obstant això, s'han començat a descriure relacions peculiars a les illes, les quals s'han relacionat directament amb el fet insular [vgr., aquest ha estat de la relació aparent entre el dodó i el tambalacoque (Temple, 1977, i Temple i Owdally, 1979, discutits per Witmer i Cheke, 1991); el cas del *Cheurum tricocon* a les Balears (Traveset, 1995 a,b); el cas de la presència de compostes arborescents a les illes (Carlquist, 1974; Eliasson, 1995)]. Alguns d'aquests treballs sobre l'ecologia de les illes tracten de descriure el grau de singularitat d'algunes de les relacions ecològiques que es donen a les illes, d'establir patrons sobre les singulars relacions ecològiques detectades i d'esbrinar-ne les causes. Dintre d'aquest enfocament dels problemes cal situar tant les descripcions clàssiques de relacions ecològiques singulars (vgr., Carlquist, 1965; 1974) com els estudis sobre els patrons singulars [vgr., eixamplament del ninoxol (Blondel i Frochot, 1976; Nogales, present volum); patrons de superdepredació (Alcover i McMinn, 1994); inferències sobre sistemes de depredació/competència a tres nivells (Schoener, present volum); patrons

sobre la rigidesa dels mutualismes (Traveset, present volum)].

En la nostra revisió de la paleoecologia de les illes analitzarem situacions diverses que es poden contemplar des de qualsevol d'aquestes perspectives. Nogensmenys, ja podem avançar que el que aquí realment ens interessa és esbrinar el caràcter singular (o no) de les relacions ecològiques que s'han donat a les illes sota les seves condicions més naturals, més prístines, això és, abans de l'arribada dels humans. Prèviament, però, convé definir els tipus d'illes que consideram, així com fer algunes consideracions introductòries de caràcter general.

En aquest treball, seguint Alcover et al. (en premsa, c), consideram que des d'un punt de vista biològic es poden distingir tres tipus d'illes: les illes oceàniques, les illes paraoceàniques i les illes continentals. Consideram illes oceàniques aquelles que mai han estat connectades a qualsevol continent. Les faunes i flors d'aquestes illes presenten una taxa elevada d'endemicitat, són altament disharmòniques en comparació amb les continentals (és a dir, presenten proporcions peculiars dels tipus ecològics [disharmonia ecològica] i sobre tot dels tipus tàxonòmics [disharmonia tàxonòmica]) i presenten l'anomenada 'pobresa específica' als nivells tàxonòmics més elevats (Carlquist, 1974; Blondel i Frochot, 1976; Williamson, 1981). Un segon grup d'illes està constituït per les anomenades 'illes paraoceàniques', que són aquelles que prèviament han estat connectades amb els continents, però que contenen faunes o/i flors en certa mesura similars a les que habiten les illes oceàniques (amb disharmonia, endemicitat i pobresa als nivells tàxonòmics superiors). Això es pot haver degut a que la connexió illa-continent va esdevenir a un passat molt llunyà o/i va ésser de curta durada, o bé a que es va tractar d'una connexió en que es que va restringir molt l'intercanvi faunístic. Exemples d'illes para-oceàniques són la major part de les illes mediterrànies occidentals (unides als continents circumdants durant el Messinià, fa entre 5,7 i 5,35 milions d'anys,

però aïllades d'aquests a través de deserts salins durant la connexió), les Illes Malvines i l'illa Wrangel (unides als continents sudamericà i euroasiàtic durant les glaciacions, però amb un filtratge d'immigrants molt fort degut a les extremes condicions climàtiques), i algunes de les illes Mentawai (unides al sudest asiàtic a través de Sumatra durant el pleniglaciari a través d'un istme prou estret que va actuar com a un filtre faunístic potent). Les illes oceàniques i paraoceàniques conjuntament han estat anomenades "illes vertaderes" (Alcover et al., en premsa c), en contrast amb les illes continentals. Aquestes darreres han estat connectades àmpliament amb els continents i les seves faunes i flors, que en realitat són subconjunts de les faunes i flors continentals, no són tan pobres en espècies com les de les illes vertaderes, són globalment harmòniques respecte a les continentals i presenten un grau d'endemicitat molt petit. Les illes oceàniques i para-oceàniques presenten una extensió molt variable (des de menys d'un quilòmetre quadrat fins als 580.000 km² de Madagascar). El seu grau d'aïllament varia des d'uns pocs quilòmetres fins més de 3.000 km en el cas de les Illes Hawaii.

En aquest treball tan sols ens ocuparem de les illes vertaderes (oceàniques i paraoceàniques). S'estima que l'àrea total ocupada per aquestes illes se situa entorn d'un 2% de la superfície terrestre. Les illes continentals ocuparien entorn al 3,5% de la superfície terrestre. En aquest treball ens centrarem, doncs, en l'ecologia original (prehumana) de les illes vertaderes (oceàniques i paraoceàniques).

Les dades que disposam sobre la paleoecologia de les illes vertaderes mai no són directes. Provenen d'inferències que es poden realitzar des de diverses disciplines. La disciplina més important per a inferir l'ecologia del passat és la paleontologia, però les dades subministrades per aquesta disciplina tampoc mai no són completes, car les relacions ecològiques no fossilitzen, i els registres fossilífers són sempre esbiaixats. Ademés dels fòssils, l'estudi dels endemismes actuals animals i vegetals ens pot aportar dades noves per infe-

rir l'ecologia del passat de determinades illes (vgr., Palmer et al., en premsa). Altrament, el coneixement de les interaccions planta-animal als actuals sistemes insulars ha permès detectar algunes anomalies ecològiques que es poden explicar mitjançant inferències sobre l'ecologia del passat, com són els casos prèviament esmentats del dodó i el tambalacoque de l'illa Maurici, el del *Cneorum* de les Balears, o el dels patrons de conducta antipredatòria d'alguns lèmurs de Madagascar (Goodman, 1994). En aquesta breu revisió presentarem informacions sobre l'ecologia del passat provinents d'aquestes quatre disciplines (Paleontologia, Zoologia, Botànica i Ecologia).

Sabem que la totalitat de les faunes i flors insulars actuals són reminiscents de les que hi havia abans que les illes fossin colonitzades pels humans. Més exactament, són una mescla de les faunes i flors que han sobreviscut als efectes de la colonització humana de les illes i de les que han colonitzat les illes rere aquesta colonització. Gràcies a nombrosos estudis paleontològics es comença a conèixer bé la diversitat existent en el passat a les illes per a alguns grups zoològics, tals com els vertebrats i mol·luscs, els quals han deixat un registre paleontològic prou bó a moltes illes del món. Els coneixements que tenim sobre les faunes prehumanes d'invertebrats no gastròpodes són molt minsos. També són encara molt pobres els coneixements que tenim sobre les flors del passat de la majoria de les illes vertaderes del món.

Rere l'arribada dels humans, ha estat possible detectar una enorme pèrdua d'espècies endèmiques de les illes, especialment de vertebrats [a nivell global s'estima que rere l'arribada dels humans a les illes han desaparegut no menys del 60% dels ocells endèmics insulars (Steadman, 1991; 1995), i devers el 35 % dels mamífers endèmics insulars (Alcover et al., en premsa c)]. També s'ha constatat l'extinció de poblacions insulars d'espècies àmpliament distribuïdes, no endèmiques de les illes [vgr., *Myotis myotis*, present en abundància a les Pitiüses prehumanes,

rere l'arribada dels humans ha desaparegut d'aquestes illes (Alcover i Muntaner, 1986); per a altres espècies endèmiques de mamífers que han vist reduïda la seva àrea de distribució vegeu Alcover et al., en premsa a; per a espècies d'ocells que han vist reduïda la seva àrea de distribució vegeu, per exemple, Steadman, 1989a i b)]. L'abast de les extincions a les illes ha afectat no sols els mamífers i ocells, sinó també els representants dels altres grups de vertebrats i també a moltes espècies de no vertebrats. Es té constància d'extincions d'espècies de gastròpodes a diferents illes del món (vgr., Christensen i Kirch, 1981, 1986; Groh, 1985; Groh i Hemmen, 1984; Hadfield, 1986; Goodfriend et al., 1994; Goodfriend i Mitterer, 1988). A les illes Hawaii ha desaparegut un cranc terrestre (veure James, 1995). Probablement molts d'artròpodes han desaparegut de les illes rera l'arribada dels humans, sense que n'hi hagi evidències.

El fenomen de l'extinció recent de les espècies a les illes ha d'esser considerada com a una de les seleccions majors de biodiversitat esdevingudes al nostre planeta, amb una magnitud estimada globalment que per a alguns grups (mamífers, ocells), supera la que s'ha donat (i fins i tot la que potencialment es pot arribar a donar) a les selves tropicals (Alcover et al., en premsa c). Per una altra banda, a algunes illes també s'han pogut detectar canvis substancials en la vegetació rera l'arribada dels humans. La gran dimensió de les pèrdues esdevingudes, les alteracions substancials de l'estructura de la vegetació, el caràcter singular de moltes de les espècies extingides, juntament amb la singularitat de moltes de les relacions ecològiques existents encara ara en els ecosistemes insulars, permet suposar que en el passat hi havia d'haver moltes relacions singulars a les illes que s'han perdut per sempre més.

El present treball preten ésser només una aproximació limitada a l'ecologia de les illes en el passat. Gràcies a molts d'estudis ja publicats, així com a informacions inèdites, es disposa actualment d'algunes bases per poder

avançar una primera visió general sobre l'ecologia de les illes en el passat. Les dades que es presentaran a continuació essencialment tractaran sobre l'ecologia (autoecologia i sinecologia) dels vertebrats del passat a les illes i, en menor grau, sobre les comunitats vegetals del passat. L'aproximació que aquí es presentarà és un enfocament des de diferents prismes. En primer lloc, s'exploraran les relacions existents entre àrea i nombre d'espècies a diferents arxipèlags. Les dades que es tenen sobre els fòssils no permeten assajar aquesta aproximació més que per a molt pocs indrets, tals com les illes mediterrànies o les Índies Occidentals, i per a pocs grups zoològics. En segon lloc, s'exploraran algunes de les diferències en l'estructuració dels ecosistemes en gremis ecològics entre les illes i els continents. A tal efecte, es definiran uns gremis ecològics generals basats en l'ecologia tròfica de les espècies (definida mitjançant la situació de les espècies en les xarxes tròfiques) i en l'ecologia espacial (definida a través de l'ocupació de diferents tipus de terrenys o d'hàbitats). A partir d'aquestes definicions es tractarà de mostrar tant els patrons insulars en l'ocupació d'alguns dels gremis ecològics definits, com les diferències enregistrades entre els ecosistemes insulars i els continentals. Finalment, en tercer lloc, es presentaran diverses dades que es tenen a l'actualitat sobre les comunitats insulars del passat.

Relació entre àrea insular i nombre d'espècies

L'anomenada 'teoria de la biogeografia insular' de MacArthur i Wilson (1967) es fonamenta en bona mesura en la relació existent entre l'àrea de les illes i el nombre d'espècies que hi viuen. Per a aquests autors, a cada illa es trobarien uns nombres d'espècies constants, anomenats "nombres d'equilibri". Aquests nombres serien resultat d'un suposat equilibri que s'assoliria entre les espècies que immigren a una illa i les que s'hi

extingueixen, mitjançant un procés constant de 'renovació faunística' (i florística). El balanç entre immigracions i extincions conduiria als nombres d'equilibri, els quals serien funció de l'àrea biogeogràfica i de l'àrea insular. Aquesta relació paradigmàtica entre l'àrea insular i el nombre d'espècies basada en processos de renovació faunística/florística ha estat contestada recentment per diversos estudis, entre altres per Connor i McCoy (1979), Olson i James (1984), Steadman (1986), i James (1995). Tots aquests autors discuteixen l'existència dels processos ecològics de 'renovació faunística' que condueixen a l'establiment d'un 'equilibri insular' postulat per MacArthur i Wilson (1967).

La relació entre àrea i nombre d'espècies ha estat constatada, per a les faunes i flors actuals, a nombrosos arxipèlags d'arreu del món. Com Connor i McCoy (1979) indicaren, virtualment sempre s'observa una correlació entre el nombre d'espècies i l'àrea, relació que tota sola no demostra quines causes té. Les dues hipòtesis més freqüentment proposades han estat l'àrea *per se* (teoria de l'equilibri) i la diversitat d'hàbitats (Lack, 1976). La teoria de l'equilibri comporta l'existència de processos de 'renovació faunística'. Com es veurà a continuació, els processos de 'renovació' (és a dir, la substitució faunística paulatina d'una espècie que s'extingueix per una altra que hi arriba o viceversa) que condueixen a una situació d'equilibri o bé no estan pràcticament documentats o bé es poden rebutjar en base a la documentació existent.

Per tal d'avaluar la validesa global de la teoria de la biogeografia insular, resulta essencial analitzar la seva aplicabilitat a l'anàlisi de les faunes no alterades de les illes. Aquesta anàlisi s'ha de fer sobre les faunes prehumanes, donat que rere l'arribada dels humans les illes s'han vist alterades dramàticament. Les alteracions causades com a conseqüència de l'arribada dels humans poden haver ocasionat canvis substancials en les relacions entre l'àrea i el nombre d'espècies, i aquests canvis poden haver afectat el grau

d'homogeneïtzació/hetereogeneïtat de les faunes i flors insulars, influint directament en la relació A/S. Si es pogués demostrar que l'anàlisi feta sobre les faunes i flors actuals fos de gran validesa en esser aplicada a les faunes i flors prehumanes s'obtendria una de les documentacions més sòlides d'aquesta teoria. Si la teoria de l'equilibri fos vàlida, la més immediata de les seves conclusions, això és l'existència d'uns nombres d'equilibri fixats per a cada àrea insular dintre d'una mateixa regió biogeogràfica, seria constatable. Els nombres d'espècies existents a l'actualitat serien la millor estima dels nombres d'espècies que hi haurien existit en el passat. Per altra banda, i seguint un raonament similar, caldria esperar diferències en el nombre d'espècies en equilibri per a illes que han canviat d'extensió al llarg del temps.

Els elements que volem analitzar aquí són essencialment tres. En primer lloc, la documentació paleontològica relativa a la renovació faunística. En segon lloc, l'existència en el passat de l'anomenat 'equilibri insular'. Finalment, la relació existent entre l'àrea de les illes i el nombre d'espècies que hi vivien.

Quant l'anomenada renovació faunística, la documentació paleontològica existent és més aviat reduïda. Tot i que es coneixen vertebrats fòssils a no menys de 250 illes del món (segons dades de Alcover et al., en premsa, a; Milberg i Tyrberg, 1993 i altres dades), sovint les troballes fòssils estan mancades d'una documentació estratigràfica acurada. Ademés, de moltes illes el coneixement paleontològic que tenim és reduït, insuficient per esser considerat com a representatiu de la totalitat de la fauna existent en el passat. Són molt poques les illes del món que contenen un registre fòssilífer d'abast estratigràfic raonablement llarg i complet com per poder emprendre aquesta anàlisi. Alguns dels exemples més ben documentats provenen de les illes de la Mediterrània occidental. En aquesta àrea es troben tres arxipèlags amb successions faunístiques de mamífers i de mol·luscs bastant ben documentades des del Pliocè fins

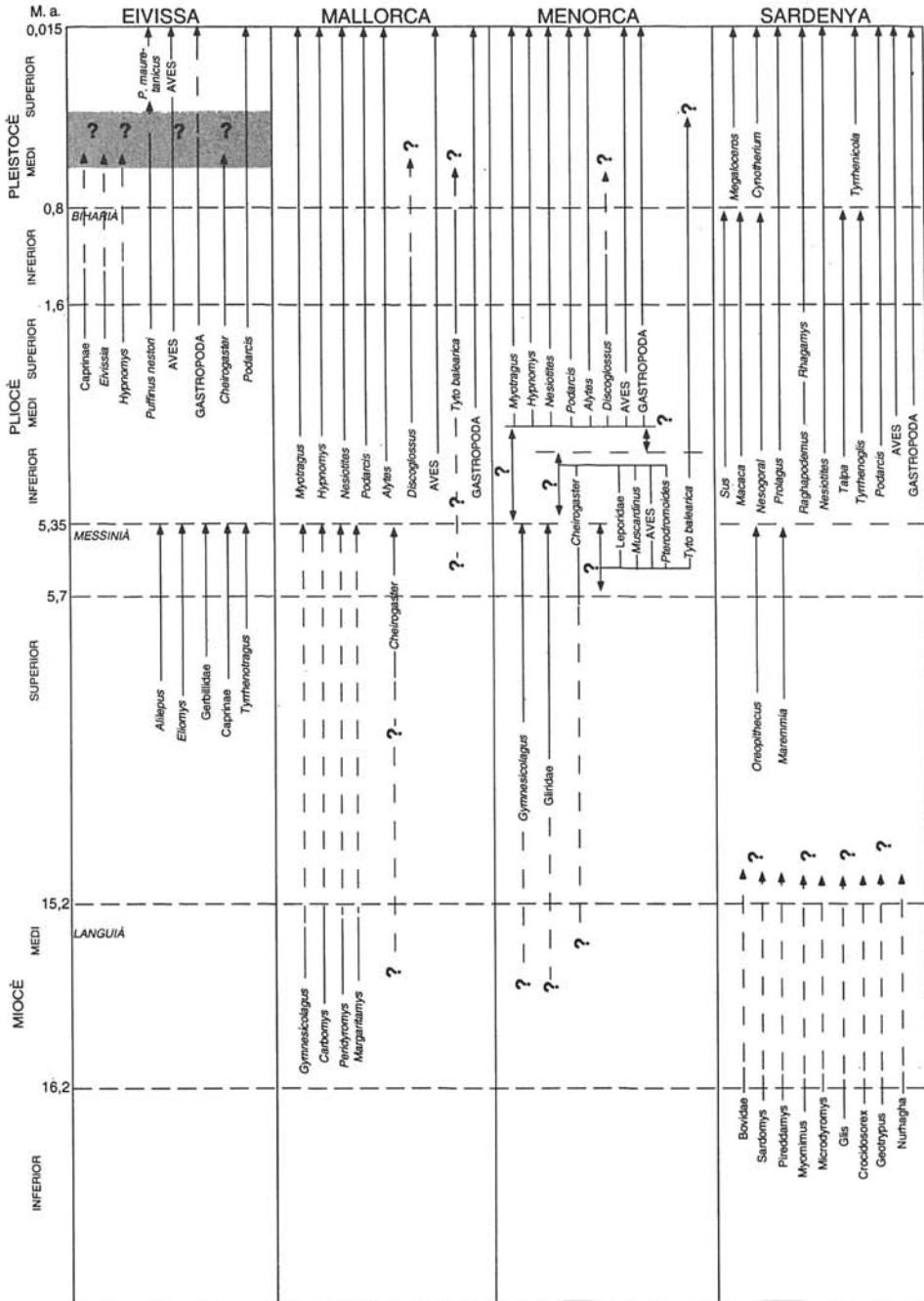


Figura 1. Model de successions faunístiques a les principals illes de la Mediterrània occidental, des del Messinià a l'Holocè.
Figure 1. Model of faunal succession on the main western Mediterranean islands, from Messinian to Holocene.

l'actualitat, i amb registres fossilífers d'ocells regularment documentats (no tan bons com en el cas de mamífers i de caragols, però prou bons com per extraure-ne algunes conclusions). Aquests tres arxipèlags són les Pitiüses (Eivissa, Formentera i illes adjacents), les Gimnèsies (Mallorca, Menorca i illes adjacents) i el massís cirno-sard (Còrsega, Sardenya i illes adjacents). Aquests tres arxipèlags presenten una història paleogeogràfica en part comuna. Durant el Messinià (fa entre 5,7 i 5,35 Ma; Gautier et al., 1994) varen ésser colonitzats per una mateixa fauna. No tots els elements d'aquesta fauna són presents a cada arxipèlag, existint diferències regionals a la fauna colonitzadora. Els components d'aquesta fauna varen començar a sofrir una evolució local a partir del moment en que es va obrir l'Estret de Gibraltar (fa 5,35 Ma) i els diferents arxipèlags es varen aïllar (tant del continent com entre si). Durant més de 5 milions d'anys, doncs, les faunes d'aquests tres arxipèlags varen evolucionar aïlladament, de manera que cadascun presenta la seva pròpia història biogeogràfica particular. Tot i no constituir més que una evolució de durada mitjana, l'abast temporal és prou llarg com per aportar dades conclouents sobre l'existència o no de l'anomenada "renovació faunística".

A la figura 1 es presenta resumida l'evolució de les faunes de mamífers, parcialment, dels rèptils, amfibis i mol·luscs d'aquests arxipèlags. Mallorca i Menorca, les illes més aïllades de la Mediterrània occidental (conegudes com a Gimnèsies) presenten una fauna de mamífers terrestres (no voladors) que inclou exclusivament tres gèneres: *Myotragus* (Artiodactyla, Bovidae), *Eliomys* (*Hypnomys*) (Rodentia, Gliridae) i *Episorculus* (*Nesiotites*) (Insectivora, Soricidae). Durant poc més de 5 milions d'anys aquests gèneres evolucionaren, almenys a Mallorca (veure Alcover et al., en premsa d), sense que s'hi donàs cap casta de 'renovació faunística'. Cap d'aquests gèneres es va extingir, ahora que cap espècie hi va immigrar. Exclusivament un rèptil, *Podarcis*

lilfordi i els seus ancestres (Reptilia, Sauria, Lacertidae), era present, sense que al llarg d'aquests 5 milions d'anys cap 'renovació faunística' s'hi donàs per als rèptils. Per contra, 2 amfibis (*Discoglossus* i *Alytes*, Amphibia, Anura, Discoglossidae) són presents als dipòsits del Pliocè superior - Pleistocè inferior de Mallorca i Menorca. A un moment indeterminat del Pleistocè inferior/medi una de les dues espècies d'amfibis, *Discoglossus* n.sp., es va extingir, sense que es produís cap substitució faunística. Finalment, pel que fa als mol·luscs, el registre fossilífer és més incomplet. De qualsevol forma, sembla documentada almenys l'extinció d'una espècie al Pleistocè superior (*Mastus pupa*) sense que s'hagi pogut constatar cap substitució faunística tampoc als mol·luscs (Cuerda, 1975; Paul i Altaba, 1992). Tanmateix, però, les dades relatives als mol·luscs en el cas de les Gimnèsies s'han d'agafar amb molta de cura, car el registre que en tenim no és prou bó. La conseqüència global a la qual s'arriba és que a les Gimnèsies existeix una documentació clara i contundent que demostra que durant poc més de 5 milions d'anys no es va produir cap 'renovació faunística' de mamífers, rèptils i amfibis, i probablement tampoc de mol·luscs.

A les Pitiüses, illes separades del continent per un canal de 90 km, durant el Pliocè superior va viure una fauna composta per almenys dues espècies de mamífers terrestres (dos glírids confirmats i un artiodàtil que requereix confirmació), dos rèptils (una tortuga geganta i una sargantana), i devers 20 espècies de gastròpodes terrestres. A un moment indeterminat del Pleistocè inferior/medi aquesta fauna va sofrir un procés d'extinció en massa, el qual no va comportar cap casta de 'renovació faunística'. Es va passar d'aquesta fauna a una altra molt més empobrida, mancada de mamífers terrestres no voladors, amb només la sargantana pitiüsa com a únic vertebrat terrestre no volador supervivent i 6 espècies de caragols supervivents. Les causes d'aquesta catàstrofe que afectà la fauna pitiüsa són desconegudes (Florit et al., 1989;

Alcover et al., 1994). Cal destacar aquí, però, que l'extinció no fou seguida per cap renovació faunística. Una vegada més, la paleontologia no dona suport a les prediccions de la teoria de la biogeografia insular.

Pel que fa el massís cirno-sard, es té un bon registre de la fauna de mamífers del Pliocè i del Quaternari, però estam mancats d'un bon registre de rèptils, amfibis i mol.luscs, dels que només tenim coneixements molt parcials. La fauna de mamífers del Pliocè superior i del Pleistocè inferior està constituïda almenys per set espècies de mamífers (dos artiodàctils, un primat, un lagomorf, dos insectívors, un rosegador). Al Biharià, fa aproximadament 800.000 anys, es produeix una entrada de fauna per via ultramarina, la qual comporta una certa substitució faunística. Descompareixen al menys quatre de les espècies de la fauna anterior (dos artiodàctils, un primat i un insectívor), i arriben almenys altres quatre espècies (un artiodàctil, un cànid, un primat i un rosegador), tot i que probablement més (3 espècies de llúdries). En aquest cas, doncs, es produeix un procés de 'renovació faunística', amb immigracions i extincions geològicament (i possiblement ecològicament) coetànies. El que aquí és tal volta més destacable és que, juntament amb les immigracions de mamífers, també hi arriben rèptils i amfibis, per bé que aquestes immigracions no semblen anar associades amb extincions de rèptils i amfibis de la fauna antiga.

Les dades que fins aquí hem presentat indiquen que, almenys per a les faunes i illes mediterrànies considerades, 1) la renovació faunística no és un procés continuat al llarg del temps geològic, 2) no sempre les extincions estan relacionades amb immigracions, 3) no sempre les immigracions estan relacionades amb extincions. L'únic procés de 'renovació faunística' que s'ha pogut detectar a les illes de la Mediterrània occidental durant el Pliocè i el Quaternari, exclosos els esdevinguts rera l'arribada dels humans, és el que afectà la fauna de mamífers al Biharià del massís cirno-sard. Un segon possible cas de

renovació faunística podria haver esdevingut al Pliocè superior de Menorca (Alcover et al., en premsa c).

La mateixa documentació paleontològica permet veure que l'existència d'un equilibri insular a les illes de la Mediterrània occidental no està documentada. L'equilibri insular implicaria el manteniment del nombre d'espècies al llarg del temps geològic. Implicaria també que els nombres d'espècies abans de l'arribada dels humans s'haurien d'haver mantengut rere la seva arribada. El cas més paradigmàtic d'inexistència de l'equilibri es troba a les Pitiüses, on la fauna del Pliocè i Pleistocè inferior és molt més rica que l'existent al Pleistocè superior, sense que s'hagi donat cap canvi geomorfològic a l'illa que hagi comportat una minva considerable de la seva extensió. Aquest canvi faunístic detectat a les Pitiüses va comportar un empobriment notable en la fauna de mamífers, rèptils i mol.luscs. D'altra banda, totes les illes de la mediterrània occidental han sofert canvis en el nombre d'espècies rera l'arribada dels humans i la seva fauna acompanyant. Aquests canvis han comportat increments en els nombres d'espècies de diferents grups de vertebrats (mamífers, rèptils i amfibis; veure Cheylan, 1984; Alcover i Mayol, 1981) i de mol.luscs a les diferents illes. Les dades que tenim sobre les faunes d'ocells suggereixen, en canvi, com veurem més a sota, que per als representants d'aquesta classe de vertebrats pot haver esdevingut el contrari: els canvis esdevinguts rere l'arribada dels humans haurien provocat decrements en els nombres i poblacions d'ocells.

Una crítica que tal volta es pot fer a l'aproximació que s'ha fet al problema és que a l'anàlisi feta tan sols s'han contemplat (fins ara) grups taxonòmics de capacitat dispersiva ultramarina més aviat baixa (mamífers no voladors, rèptils, amfibis i mol.luscs). Una segona crítica radica en que l'aproximació feta contempla el temps geològic, i no el temps a escala ecològica. Aquesta segona crítica no resulta gaire transcendent, car l'escala contemplada abasta l'escala ecològica. El que

realment seria discutible seria analitzar exclusivament la hipòtesi de l'equilibri insular a escala ecològica i a partir dels resultats fer inferències d'abast temporal més gran.

Pel que fa la primera crítica, l'anàlisi del problema de la renovació faunística esdevinguda al passat a grups taxonòmics d'elevada capacitat dispersiva és complexa, i probablement irresoluble amb el grau actual de coneixements sobre les faunes autòctones insulars. Fins a un cert punt, es poden considerar els rèptils com a bons colonitzadors d'illes, ja que la seva capacitat dispersiva els ha permès colonitzar moltes illes del món. Així, l'anàlisi feta prèviament sobre rèptils a les illes de la Mediterrània occidental condueix a unes conclusions que podrien interpretar-se com la constatació de no-renovació faunística a un grup taxonòmic d'elevada capacitat dispersiva. No obstant això, fent una interpretació més conservadora del que és una capacitat de dispersió elevada, tan sols dos grups de vertebrats presenten una capacitat dispersiva summament elevada, els quiròpters i, en major grau, els ocells. El registre fossilífer que en tenim a les illes és més aviat minso, sobretot en el cas dels quiròpters, i els problemes de representativitat de les faunes del passat que tenen els registres fossilífers coneguts són així mateix grans. En el cas dels ocells, les anàlisis de la relació A/S a les illes en el passat presenten una complicació afegida, donat que aquesta anàlisi s'ha de basar en el nombre d'espècies nidificants a les illes, i no en els migrants. Això implica que s'han d'establir primer criteris que permetin estimar si un fòssil trobat pertany a una espècie migratòria o a una espècie nidificant a una illa. Altrament, s'han de comparar mostres faunístiques representatives provinents de nivells diferents.

Tot i les grans dificultats existents per fer una anàlisi biogeogràfica de les espècies amb una elevada capacitat dispersiva, es possible presentar dues aproximacions al problema. La primera, basada en l'anàlisi de les ornitofaunes autòctones de les illes Hawaii. El registre paleontològic de les Hawaii, tot i que

incomplet, permet presentar una anàlisi d'una de les faunes sobre les quals es va edificar la teoria de la biogeografia insular de MacArthur i Wilson (1967). La segona, basada en l'anàlisi comparativa de les faunes actuals i fòssils del Pleistocè superior de les illes mediterrànies. L'ornitofauna fòssil de les illes mediterrànies es coneix raonablement millor que la de qualsevol altre arxipèlag del món, llevat de les Hawaii. L'ornitofauna autòctona, vivent o extinta, de les illes Hawaii està composta per no menys de 105 espècies, totes endèmiques llevat d'una, l'àguila marina (*Haliaeetus* sp.). El fet que totes sien endèmiques exclou que aquestes espècies puguin esser considerades com a no nidificants. La troballa de no menys de 35 i probablement no menys de 57 espècies fòssils (una xifra que s'incrementa a mesura que les recerques progressen), les quals cal considerar com a components de les faunes naturals (prehumanes) de les illes Hawaii, qüestiona directament tot l'edifici teòric realitzat per MacArthur i Wilson (1967) i altres autors sobre el qual es basa la teoria de la Biogeografia Insular (Olson i James, 1984). Les faunes prehumanes hawaiianes eren molt més riques que les actuals (un fet que no va saber predir la teoria de la biogeografia insular), i, tot i la migradesa de dades, a hores d'ara no s'ha documentat cap substitució faunística durant el Pleistocè i Holocè, abans de l'arribada dels humans (bé que tampoc s'ha documentat la inexistència de renovació faunística). Tanmateix, alguns autors arriben a la conclusió que la teoria de la biogeografia insular de MacArthur i Wilson (1967) seria vàlida per a aquells casos en que no se superpossassin fenòmens d'especiació als fenòmens d'immigració/extinció.

L'anàlisi de les ornitofaunes fòssils de les illes mediterrànies resulta més complex que el de les Hawaii. Això es deu a que a les illes mediterrànies el nombre d'endemismes és molt baix, per la qual cosa cal recórrer a criteris addicionals per establir quines restes fossilíferes representen ocells nidificants. Aquests criteris són exposats per Florit i Alcover (1987) i Alcover et al. (en premsa, d).

La poca presència d'endemismes, junt amb la relativa proximitat als continents de les diferents illes mediterrànies, permet excloure biaixos en la interpretació d'aquestes faunes que puguin ésser relacionats amb unes suposades restriccions a la teoria de la biogeografia insular degudes a l'especiació a les illes, tal com esdevé al cas de les Hawaii. L'estudi de la fauna fòssil provinent del jaciment d'Es Pouàs, Eivissa, apunta, tot i que no demostra, a que almenys entre fa 30.000 anys i fa uns 7.000 anys no es pot detectar cap 'renovació faunística', almenys per a una part considerable de la fauna trobada. Tanmateix, aquest segueix essent un punt obert, en el qual caldrà aprofundir en el futur.

Pel que fa a la relació existent en el passat entre l'àrea insular i el nombre d'espècies, les dades que es tenen són molt minses. La millor aproximació es pot fer a les illes de l'àrea Mediterrània. Quant la fauna de mamífers no voladors, Cheylan (1984) va presentar les dades corresponent a les faunes fòssils versus les faunes actuals. A la figura 2 presentam, per a una selecció d'illes mediterrànies, les dades de la regressió lineal entre el logaritme del nombre d'espècies de mamífers no voladors presents a les illes i el logaritme de l'àrea insular, tant per les faunes actuals com per a les faunes prehumanes. Cal dir, ademés, que les faunes actuals són producte d'immigracions molt recents d'espècies, posteriors a la colonització humana. De les faunes prehumanes només sobreviuen unes poques espècies (tres espècies de *Crocodylus* i una de *Acomys*, Alcover et al., en premsa a). La lectura d'aquesta gràfica és il·lustrativa d'allò que ha esdevingut. Les faunes prehumanes de mamífers avoladors de les illes de la Mediterrània eren més pobres en espècies que les faunes actuals (veure també Alcover, 1980 per al cas concret de les Balears). Les faunes prehumanes contenien exclusivament espècies endèmiques de mamífers avoladors, mentre que a les faunes actuals la seva presència és molt minsa (Alcover et al., en premsa c). Quan es fa una anàlisi similar per a les faunes de rèptils i d'amfibis, els resultats són relativament

semblants. Les faunes fòssils contenien menys espècies que les actuals. Probablement totes les espècies herpetològiques que vivien a les illes mediterrànies abans de l'arribada dels humans eren endèmiques, mentre que actualment n'hi ha moltes, introduïdes pels humans, que no ho són. L'abast de l'extinció de la fauna herpetològica rera l'arribada dels humans no és, però, tan gran com l'esdevençuda als mamífers.

Tot i que no tenim prou dades per a totes les illes mediterrànies, les dades que disposam sobre la fauna de gastròpodes terrestres apunten en la mateixa direcció. Abans de l'arribada dels humans almenys a algunes illes mediterrànies (i probablement a totes) hi havia menys espècies que les que s'hi troben actualment (vgr., a Eivissa s'ha passat d'una fauna prehumana de 7 espècies a una fauna actual que conté 49 espècies, a Mallorca s'ha passat de 12 espècies a 72; Palmer et al., en premsa).

Per als ocells, el patró que tenim no resulta tan evident. En primer lloc, el registre no és tan complet com el que tenim per als mamífers. Probablement coneixem menys del 20% de les espècies que varen viure a les diferents illes mediterrànies durant el Pleistocè superior. Tampoc entre els ocells tenim un gran nombre d'espècies endèmiques insulars, que encara que no es trobassin en el registre fòssilífer documentarien estirpes que eren presents a les illes abans de la colonització humana. Per una altra banda, tal i com s'ha indicat més amunt, existeixen dificultats metodològiques per definir criteris de nidificació per a les espècies representades com a fòssils a les Balears. No obstant això, els resultats preliminars de l'estudi de la fauna d'ocells del Pleistocè superior i Holocè de Mallorca (depòsits de la Cova Nova, Cova des Moro, Cova de Moleta i altres) i d'Eivissa (Es Pouàs, Cova den Jaume Orat, Avenc den Cosmi i altres) i de Creta (Liko cave, Cova de Bate i altres) suggereixen que en aquestes illes existia una fauna més rica (demogràficament) i més diversa (amb un major nombre d'espècies) que la que hi viu actualment. Per

això, el patró de canvi faunístic seguit pels ocells rere la colonització de les illes mediterrànies pels humans sembla haver estat completament diferent del seguit pels mamífers terrestres (no voladors), els rèptils i els ocells. Així, mentre que el nombre d'espècies de mamífers no voladors, amfibis i rèptils s'ha vist incrementat rere l'arribada dels humans, el nombre d'espècies d'ocells segurament ha minvat a totes les illes mediterrànies. Els mamífers autòctons han sofert una gran extinció. L'extinció soferta per amfibis i rèptils ha estat limitada (però amb algunes característiques singulars). La fauna d'ocells de les illes mediterrànies va sofrir, rere l'arribada dels humans, un esdeveniment important tant d'extincions com de reducció de poblacions d'algunes espècies, acompanyat de l'arribada de nous immigrants, alguns dels quals han arribat a tenir una gran importància a l'actualitat. Les extincions d'ocells foren selectives. Afectaren principalment els ocells autòctons terrestres de les illes mediterrànies (vgr., *Athene cretensis* de Creta, *Anser* n. sp. d'Eivissa, *Rallus* n. sp. d'Eivissa), així com a diverses espècies de talla relativament gran. Les comunitats ornítiques existents a l'actualitat a les illes mediterrànies són molt diferents de les que hi existien abans de l'arribada dels humans.

Cheyland (1984) i Morgan i Woods (1986) presenten tots dos dues gràfiques on es mostren les relacions entre el nombre d'espècies i l'àrea insular, el primer per a les illes de la Mediterrània i el segon per a illes seleccionades de les Índies Occidentals. Per al primer, la corba de correlació A/S per a les espècies fòssils es troba per sota de la corresponent a les espècies vivents. Totes dues corbes presenten pendent diferent. Per als segons, esdevé el contrari: la corba de correlació A/S per a les espècies fòssils es troba per damunt de la corresponent a les espècies vivents. En realitat, les dues gràfiques s'han fet de forma diferent, de manera que enc que el fenomen que analitzen és el mateix i els patrons observats són els mateixos, la seva expressió gràfica és diferent. Als dos mega-arxipèlags viuen

en l'actualitat més espècies de mamífers que en el passat, bé que hi ha menys espècies autòctones, degut a que s'hi han extingit rere l'arribada dels humans. Cheyland (1984) construeix les seves corbes per als mamífers actuals a partir del nombre total d'espècies presents, les quals són totes introduïdes pels humans. Morgan i Woods (1986) construeixen la corba per als mamífers actuals a partir de les espècies autòctones, és a dir, dels endemismes que hi han sobreviscut, deixant de banda les espècies introduïdes pels humans.

Rastreig de patrons de relacions ecològiques insulars

Es pot fer una aproximació a l'estructura i dinàmica de les comunitats fòssils insulars a partir del coneixement del paper ecològic de les espècies autòctones (endèmiques o no) de les illes (extingides o vivents). Les inferències sobre l'ecologia de les espècies extingides deriven bé d'estudis d'ecomorfologia, bé sobre estudis d'anatomia funcional.

L'estructura d'una comunitat es pot definir de formes molt diferents (Samuels i Drake, 1997). Simplificadament, les comunitats són definibles en termes de la proporcionalitat dels gremis que les formen. A partir d'aquí es pot avaluar la importància de les interaccions específiques en l'estructura de les comunitats. Tot i que aquesta avaluació es realitza sobretot a partir de l'estudi dels tàxons vivents, cada vegada més sovint apareixen aproximacions a l'estructura de les comunitats fòssils (Van Valkenburgh, 1995). Les illes presenten una avantatge adicional per a l'estudi de l'estructura de les comunitats, sobretot les illes petites i aïllades (allunyades de les regions d'origen de les seves biotes), per mor que els límits de la comunitat insular estan clarament limitats al territori insular. La majoria d'estudis sobre comunitats examinen realment només una part d'aquestes, generalment un o diferents gremis.

És operatiu definir en aquest punt, a grans trets, els principals gremis de vertebrats

Gremi	Exemple d'espècie insular modificada	Illa	Època
NECRÒFAGS	<i>Deinogalerix</i> ?	Gargano	Pliocè
SUPERDEPREDADORS	<i>Ornimegalonyx</i>	Cuba	Pleistocè-Holocè
	<i>Harpagornis</i>	Nova Zelanda	Pleistocè-Holocè
DEPREDADORS ESPECIALITZATS DE VERTEBRATS			
Teriòfags	<i>Tyto gigantea</i>	Gargano	Pliocè
Ornitòfags	<i>Circus doseus</i>	Hawaii	Holocè
	<i>Gallistrix</i>	Hawaii	Holocè
Herpetòfags	<i>Spilornis holospilus</i>	Filipines	Recent
DEPREDADORS DE VERTEBRATS GENERALISTES			
	<i>Urocyon littoralis</i>	Illes Channel, Califòrnia	Holocè
DEPREDADORS D'INVERTEBRATS ESPECIALITZATS			
- Insectívors	<i>Solenodon</i>	Cuba, La Hispaniola	Recent
	<i>Plesiorycteropus</i> ?	Madagascar	Holocè
- Malacòfags	<i>Amphisbaena ridleyi</i>	Fernando de Noronha	Recent
	<i>Melamprosops</i>	Hawaii	Recent
DEPREDADORS D'INVERTEBRATS GENERALISTES			
	<i>Nesophontes</i>	Antilles Majors	Holocè
	<i>Nesiotites</i>	Gimnèsies, Còrsega, Sardenya	Pleistocè-Holocè

Taula 1. Principals gremis de consumidors secundaris entre els vertebrats.
Table 1. Main secondary consumers guilds within vertebrates.

des d'un punt de vista ecològic. Ens limitarem a definir aquests gremis per als vertebrats, ja que el desconeixement que tenim sobre els invertebrats és gran.

Des d'un punt de vista tròfic, les dues categories bàsiques en les quals s'inclouen tots els vertebrats són les de consumidors primaris i consumidors secundaris. Cadascuna d'aquestes categories inclou diferents gremis de vertebrats. Des d'un punt de vista ecològic, s'enten com a gremi un grup d'espècies que fan servir un mateix recurs en una forma similar (Simberloff i Dayan, 1991). Existeixen dificultats en definir els 'paleogremis', inherents a la condició de fòssils de moltes espècies. Per a l'establiment de la pertinença de

les espècies extingides als 'paleogremis' cal basar-se en dades d'anatomia comparada, morfologia funcional i ecomorfologia. Les espècies actuals són més fàcilment assignables a diferents gremis, ja que es pot analitzar directa o indirectament l'ús que fan dels recursos.

Les categories tròfiques (i espacials) que es consideraran dindre d'aquest treball es tracten a continuació. Aquestes categories s'han definit d'una forma ampla, poc restringida, per fer factibles les comparacions. Per als consumidors secundaris, les categories bàsiques que consideram es presenten i es defineixen a la taula 1 mentre que per als consumidors primaris aquestes categories són

Gremis	Exemples amb representació insular
FOLÍVORS	
Brostejadors terrestres	<i>Myotragus</i> , Moes
Brostejadors arborícoles	<i>Palaeopropithecus</i>
Pastadors	<i>Anser</i> , <i>Branta</i>
FLORÍVORS	
NECTARÍVORS	<i>Loxops</i> , <i>Drepanidis</i>
FRUGÍVORS	
Dispersors de llavors	<i>Raphus</i>
Depredadors de llavors	<i>Chloridops</i> , <i>Psittirostra</i>
GUMÍVORS	<i>Phaner</i>
OMNIVORS	<i>Apteribis</i>

Taula 2. Principals gremis de consumidors primaris entre els vertebrats.
Table 2. Main primary consumers guilds within vertebrates.

definides a la taula 2. Les categories presentades a aquestes dues taules representen una simplificació dels tipus generals de gremis que es poden trobar de vertebrats. Algunes espècies poden esser situades a diferents gremis, segons factors temporals (vgr., època de l'any) o atemporals (vgr., atzar). En aquest treball tan sols presentarem dades relatives a l'ocupació dels gremis dels superdepredadors a les illes i dels gremis dels consumidors primaris de talla mitjana i gran (bé que, sobre aquests darrers, es presentarà una visió molt general).

Donat que la talla corporal de les espècies té una relació clara amb la seva ecologia, per a dur a terme l'anàlisi que volem fer, és operatiu definir primer les classes de talla corporal sobre les quals més abaix parlarem. No existeixen uns criteris únics, aplicables per a tots els vertebrats. Per als mamífers terrestres herbívors Owen-Smith (1988), Martin (1967) i Bourlière (1975) han establert criteris de

talla complementaris, que es faran servir en aquest treball d'una forma extensiva.

Tot i que existeix una bibliografia abundant sobre els canvis a la talla corporal dels vertebrats que es produeixen a les illes, no es disposa de cap anàlisi global sobre la distribució de talles corporals a les illes, similar a la que presenta Eisenberg (1981, fig. 43) per al conjunt de mamífers a tot el món. Una primera aproximació apunta a que els patrons de distribució de talles corporals són diferents a les illes i als continents. La presència de megavertebrats (és a dir, espècies que superin els 1000 kg de pes) a les illes és més aviat estranya, marginal. De fet, està limitada temporalment i espacialment. Es redueix a la presència d'alguns proboscids a illes mediterrànies, orientals i de Califòrnia i d'una espècie d'hipopòtam a Madagascar.

A l'actualitat es disposa de poques anàlisis publicades de com es reparteixen les espècies insulars als diferents gremis. Alguns treballs a tenir en compte són els d'Alcover i

McMinn (1994), que estudien els superdepredadors, i Seguí i Alcover (en premsa), que fan una comparació entre la ocupació de diferents gremis ecològics a les illes de la Mediterrània occidental i les Hawaii.

Alcover i McMinn (1994) varen analitzar els patrons de depredació sobre vertebrats de talla mitjana i gran que es troben a les illes. Una suposició comuna als estudis de biogeografia insular és que hi ha pocs depredadors a les illes (Carlquist, 1965; Wallace, 1889; Williamson, 1981). En realitat, el que esdevé normalment a les illes és que manquen els mamífers depredadors, els carnívors. Els depredadors de vertebrats no manquen a totes les faunes insulars. La major part de les illes tenen, o tenien fins que foren colonitzades pels humans, depredadors de vertebrats que ocupen, o ocupaven, els nivells més elevats de les cadenes tròfiques, bé que molt pocs d'aquests depredador consumeixen, o consumeixien, vertebrats de talla gran (pes > 44 kg) i mitjana (pes > 5 kg). Alcover i McMinn (1994) varen presentar el registre de depredadors de vertebrats de talla mitjana i gran. L'anàlisi presentada per aquests autors es basa tant en les faunes actuals com en les faunes ja extingides a les illes. Els patrons que es registren indiquen que a les illes oceàniques i para-oceàniques la presència de carnívors és molt reduïda. De fet, es redueix a la presència de tres espècies de cànids, 12 espècies de mustèlids i 10 espècies de vivèrrids. Entre aquestes espècies, els cànids poden haver depredat eventualment vertebrats de talla mitjana, els mustèlids probablement no hagin d'esser considerats com a depredadors de vertebrats de talla mitjana i gran, mentre que entre els vivèrrids es troben alguns depredadors de vertebrats de talla gran.

En efecte, entre els cànids se sap que *Dusicyon australis* depredava sobre pingüins a les Illes Malvines (Nowack i Paradiso, 1983). A les illes Channel de Califòrnia, la guineu *Urocyon littoralis* depreda sobre petits vertebrats, bé que ocasionalment pot depredar sobre ocells marins de talla mitjana (Guthrie, 1992). *Cynotherium sardous* del

Pleistocè de Còrsega i Sardenya era segurament un depredador especialitzat en alimentar-se de les piques endèmiques *Prolagus sardus*, bé que se suposa que ocasionalment podia depredar sobre les cries de les daines endèmiques *Megaceros cazioti* (Eisenmann, 1990).

Els mustèlids insulars estan representats essencialment per espècies de la subfamília Lutrinae. Es tracta de llúdries que han pogut colonitzar diferents illes mediterrànies travessant els canals marins que les separen dels continents. Quasi totes aquestes llúdries són espècies aquàtiques (Willemssen, 1992), bé que n'hi ha hagut algunes que han evolucionat cap a una forma de vida més terrestre que la dels seus ancestres. Aquestes formes més terrestres degueren canviar la seva dieta, de peixos i mariscs a una que incloïa petits mamífers terrestres. Aquest sembla haver estat el cas d'almenys *Lutrogale cretensis*, del Pleistocè de Creta. De qualsevol forma, donada la seva talla corporal, és difícil que aquestes espècies evolucionades cap a un estil de vida més terrestre depredassin sobre vertebrats terrestres de talla mitjana i gran.

Els vivèrrids són presents a dues illes oceàniques, Madagascar (on es troben almenys 8 espècies) i Sulawesi (on una espècie és present). La majoria d'espècies de vivèrrids insulars depreden sobre vertebrats de talla petita, bé que diverses espècies malgates ocasionalment poden depredar sobre vertebrats de talla mitjana. Només dues o tres espècies clarament depreden sobre vertebrats més grans. Per un costat tenim les fosses de Madagascar (la vivent *Cryptoprocta ferox* i l'extinta *C. spelaea*, tal volta coespecífica amb l'anterior). Les fosses vivents depreden sobre tota casta de lèmurs de talla mitjana. La forma extingida, la fossa geganta, pot haver depredat sobre els grans prosimis extints de Madagascar, i fins i tot sobre les cries dels hipopòtams nans (*Hippopotamus lemerlei*) (Lamberton, 1939). A Sulawesi la civeta gran, *Macrogalidia muschenbroekii*, el major vivèrrid vivent després de la fossa, depreda sobre

Espècie	Illa	Època
<i>Aquila chrysaetos</i>	Mallorca	Quaternari
<i>Aquila chrysaetos szimurgh</i>	Creta	Quaternari
<i>Aquila sp. cf. Aquila heliaca</i>	Còrsega-Sardenya	Quaternari
<i>Aquila sp.</i>	Madagascar	Quaternari
<i>Harpagornis moorei</i>	Nova Zelanda	Holocè
<i>Haliaeetus albicilla</i>	Eivissa	Quaternari
<i>Haliaeetus sp. aff. Haliaeetus albicilla/leucocephala</i>	Illes Hawaii	Holocè
<i>Haliaeetus vociferoides</i>	Madagascar	Recent
<i>Haliaeetus sanfordi</i>	Illes Solomon	Recent
<i>Haliaeetus australis</i>	Illes Chatham	Quaternari
<i>Pitheophaga jefferyi</i>	Illes Filipines	Recent
<i>Stephanoaetus mahery</i>	Madagascar	Quaternari
<i>Garganoaetus freudenthali</i>	Gargano	Pliocè
<i>Titanohierax borraasi</i>	Cuba	Quaternari
<i>Tyto riveroi</i>	Cuba	Quaternari
<i>Tyto gigantea</i>	Gargano	Pliocè
<i>Bubo osvaldoi</i>	Cuba	Quaternari
<i>Ornimegalonyx oteroi</i>	Cuba	Quaternari

Taula 3. Ocells depredadors insulars de vertebrats de talla mitjana i/o gran
Table 3. Insular avian predators of middle- and large-sized vertebrates.

vertebrats de talla petita i mitjana (Nowak i Paradiso, 1983).

El gremi dels depredadors de vertebrats de talla mitjana i gran està, doncs, molt pobrement ocupat entre els mamífers. De fet, només quatre de les vint-i-cins espècies de mamífers carnívors insulars que es coneixen (veure Alcover i McMin, 1994, taula 1) depreden habitualment sobre vertebrats de talla mitjana o gran, mentre que almenys altres dues espècies poden depredar ocasionalment sobre vertebrats de talla mitjana. Aquestes xifres són prou indicatives de la poca representació dels mamífers en el gremi dels superdepredadors a les illes.

Entre els rèptils insulars es coneixen també uns pocs depredadors de vertebrats de talla mitjana o gran. A l'illa de Nova

Caledònia va viure l'enigmàtic cocodril extint *Mekosuchus inexpectatus*. D'acord amb Buffeteau (1983) aquesta espècie estava adaptada a una forma de vida més terrestre que els seus ancestres continentals. Encara que es pugui pensar que un cocodril terrestre hauria de depredar sobre vertebrats de mida mitjana o gran, sembla que aquesta espècie s'alimentava bàsicament de gasteròpodes.

Tot i que els llargandaixos i les serps han colonitzat un gran nombre d'illes, n'hi ha pocs que es puguin considerar com a depredadors significants de vertebrats de talla mitjana o gran. El cas més notable és el del varà de Komodo, *Varanus komodoensis*, amb una llargària corporal de més de 3 m, que viu a les illes de Komodo, Flores, Rintja i Padar, i alguns illots propers. Hooijer (1972) va trobar

restes d'un varà tan llarg com el de Komodo a l'illa de Timor. Es pensa que en el passat els varànids de talla gran podrien haver depredat sobre les cries dels estegodons nans, coneguts a Flores i Timor. La combinació d'uns saures, de procedència probable australiana, amb uns proboscids, que procedien de la regió oriental, pot haver originat un patró de depredació molt peculiar, únic arreu del món.

De qualsevol forma, els depredadors insulars per excel·lència es troben entre els ocells (Alcover i McMinn, 1994). Aquesta és una característica de les faunes insulars més típiques. Els ocells han estat capaços de colonitzar illes remotes on no han pogut arribar ni mamífers ni rèptils grans. Als nivells més alts de les piràmides ecològiques de les illes sovint només hi ha ocells. Sovint el gremi dels superdepredadors es troba monopolitzat pels ocells. Als continents aquest gremi és compartit amb els mamífers terrestres, els quals sovint són els que dominen aquest gremi. Els ocells són els depredadors més comuns de petits vertebrats a les illes i de vegades també depreden sobre vertebrats de talla mitjana i gran.

A la taula 3 es presenten els ocells depredadors de vertebrats de mida mitjana o gran de les illes oceàniques o para-oceàniques del món. Els depredadors diürns s'inclouen en quatre categories: la primera inclou les àguiles vertaderes (*Aquila*) i un gènere estretament relacionat (*Harpagornis*). El segon grup inclou falcons buteonins gegants de diversos gèneres. El tercer, les àguiles marines i el quart les àguiles caçadores de mamífers arborícoles.

Les espècies d'àguiles vertaderes es coneixen al registre fòssilífer de diferents illes mediterrànies, on depredaven sobre els remugants endèmics. *Harpagornis moorei*, de Nova Zelanda, estretament relacionada amb les àguiles vertaderes (Holdaway, 1991), pesava més de 13 kg i capturava moes (els grans ocells cursorials que en el passat ocupaven a Nova Zelanda el gremi dels herbívors) de talla relativament gran (80-100 kg).

Tant a les Índies Occidentals com a les illes fòssils del Pliocè de Gargano es coneixen falcons buteonins que assolien la mida de les àguiles grans. Pertanyen als gèneres endèmics *Titanohierax* (Antilles) i *Garganoaetus* (Gargano). Aquests falcons depredaven sobre els mamífers endèmics de talla gran dels dos arxipèlags (rosegadors i desdentats a les Antilles, insectívors, rosegadors i artiodàctils a Gargano). L'existència de falcons buteonins gegantins a aquests dos arxipèlags representa un cas de convergència notable al gremi dels superdepredadors, i ens il·lustra sobre la rigidesa dels patrons ecològics insulars.

Un tercer grup d'ocells de presa diürna inclou espècies del gènere *Haliaeetus*. Es troben espècies endèmiques insulars o no endèmiques a diferents illes del món (veure taula 3). Les àguiles marines són essencialment depredadores d'ocells voladors de mida mitjana (diferents espècies de Procellariiformes, Charadriiformes i Anseriformes). En el passat sembla que han tengut una gran importància a illes mancades de mamífers terrestres, on els ocells monopolitzaven quasi tots els gremis ecològics.

El quart grup taxonòmic de grans depredadors diürns insulars comprèn espècies depredadores bàsicament d'espècies folívores arborícoles. Dintre d'aquest grup es troba l'àguila menjadora de monèies de Filipines, *Pithecophaga jefferyi*, una espècie probablement relacionada amb les harpies. Aquesta àguila s'alimenta de monèies i de lèmurs voladors. *Stephanoaetus mayeri* de Madagascar depredava probablement sobre lemúrids arborícoles (Goodman, 1994a i b).

El segon grup d'ocells depredadors de vertebrats de mida mitjana i gran està format per ocells nocturns, estrigiformes. Les aus de presa nocturnes estan molt ben representades a les illes. Han colonitzat fins i tot les illes Hawaii, on va evolucionar un gènere endèmic (*Gallitrix*) especialitzat en menjar ocells (Olson i James, 1991). Entre els ocells estrigiformes, a algunes illes es troben algunes espècies de mida molt gran, totes extingides, les quals depredaven sobre alguns grans mamí-

fers insulars. Les talles majors d'estrígiformes insulars es troben a illes amb mamífers, les quals no són les més allunyades dels continents. Així, a les Antilles es troben diverses espècies de mida gran del gènere *Tyto*, una del gènere *Bubo* i quatre espècies del gènere endèmic *Ornimegalonyx*. Aquest darrer gènere inclou els mussols majors que mai han viscut sobre la terra. *Ornimegalonyx oteroi* feia 1,1 m d'altura, i presenta les urpes més robustes que es coneixen a un mussol. A les illes fòssils de Gargano s'han descrit diferents espècies d'òlibes de talla molt gran.

L'absència de mamífers carnívors a la majoria de les illes oceàniques i paraoceàniques del món, i l'existència a les illes d'una oferta de recursos alimenticis diferent de la que existeix al continent, han condicionat conjuntament l'evolució de les espècies vertebrades insulars. A les illes s'han originat endemismes a tots els gremis ecològics. Els mateixos gremis s'han de definir ocasionalment a les illes de forma diferent de com es defineixen als continents. La singularitat de l'ecologia de les illes es pot detectar, en conseqüència, a partir de l'existència d'endemismes insulars peculiars. El fet que sia possible definir patrons evolutius clars a les illes (vgr., canvis a la mida, canvis a l'estructura de l'esquelet locomotor, etc.) reflecteix que hi ha trets ecològics especials a les illes, els quals es repeteixen arreu del món.

Una volta analitzats els superdepredadors insulars, presentarem una breu anàlisi d'un altre gremi ecològic, el dels herbívors de talla gran (i mitjana). L'herbivoria és una estratègia tròfica que comporta consumir qualsevol part d'una planta. Algunes parts de les plantes, tals com els fruits, són més nutritives i contenen menys fibres que altres (tals com les fulles i les tiges). Les plantes es defensen dels herbívors de moltes maneres (vgr., mitjançant defenses a les parets cel·lulars, desenvolupant estructures defensives tals com espines, generant substàncies secundàries -tals com alcaloids, terpenoids, glicògens cianogènics o tanins- que són tòxiques per als herbívors, o acumulant productes

durs indigeribles -tals com sílice- a les fulles o/i a les tiges), però moltes també els han de menester per poder-se reproduir d'una manera eficient. Les interaccions entre les plantes i els animals són complexes (veure Traveset, aquest volum). Malgrat les dificultats imposades per les plantes, els animals tenen molts d'avantatges emprant les plantes com a fonts d'alimentació. Les plantes no es mouen i són una font d'alimentació relativament molt abundant. Tant als continents com a les illes els herbívors juguen un paper molt important, bé que la disharmonia taxonòmica i ecològica de les illes respecte els continents és notable.

En efecte, a les illes oceàniques i paraoceàniques els gremis de consumidors primaris, igual que el gremi de superdepredadors, solen estar ocupats prioritàriament per ocells. No obstant això, hi ha diverses excepcions. Les illes relativament properes als continents han estat colonitzades sovint per diferents espècies de mamífers herbívors. Els mamífers herbívors que es troben a diferents illes oceàniques i paraoceàniques s'inclouen bàsicament als ordres dels Primats, Rosegadors, Quiròpters (Megachiroptera) i, en una menor mesura, Proboscíids i Artiodàctils. És notable l'absència de Perisodàctils a les illes. Els Perisodàctils són un ordre que inclou alguns dels herbívors més eficaços, amb importants adaptacions dentàries i digestives a un règim vegetarià. A les illes sense mamífers el gremi dels herbívors o bé està monopolitzat pels ocells o bé aquests el comparteixen amb alguns rèptils.

Els mamífers han colonitzat un bon nombre d'illes del món. Alcover et al. (en premsa, a) registren mamífers endèmics insulars a 280 illes. Si exclouem les rates pinyades, presents pràcticament a totes les illes del món, els mamífers terrestres (no voladors) presenten una capacitat colonitzadora limitada (vegeu la figura 3). La distància màxima d'immigració varia segons els diferents ordres de mamífers. Per als diferents ordres s'ha pogut establir una distància llindar d'immigració, per sobre de la qual no es troben representants insulars. Per davall d'aquests

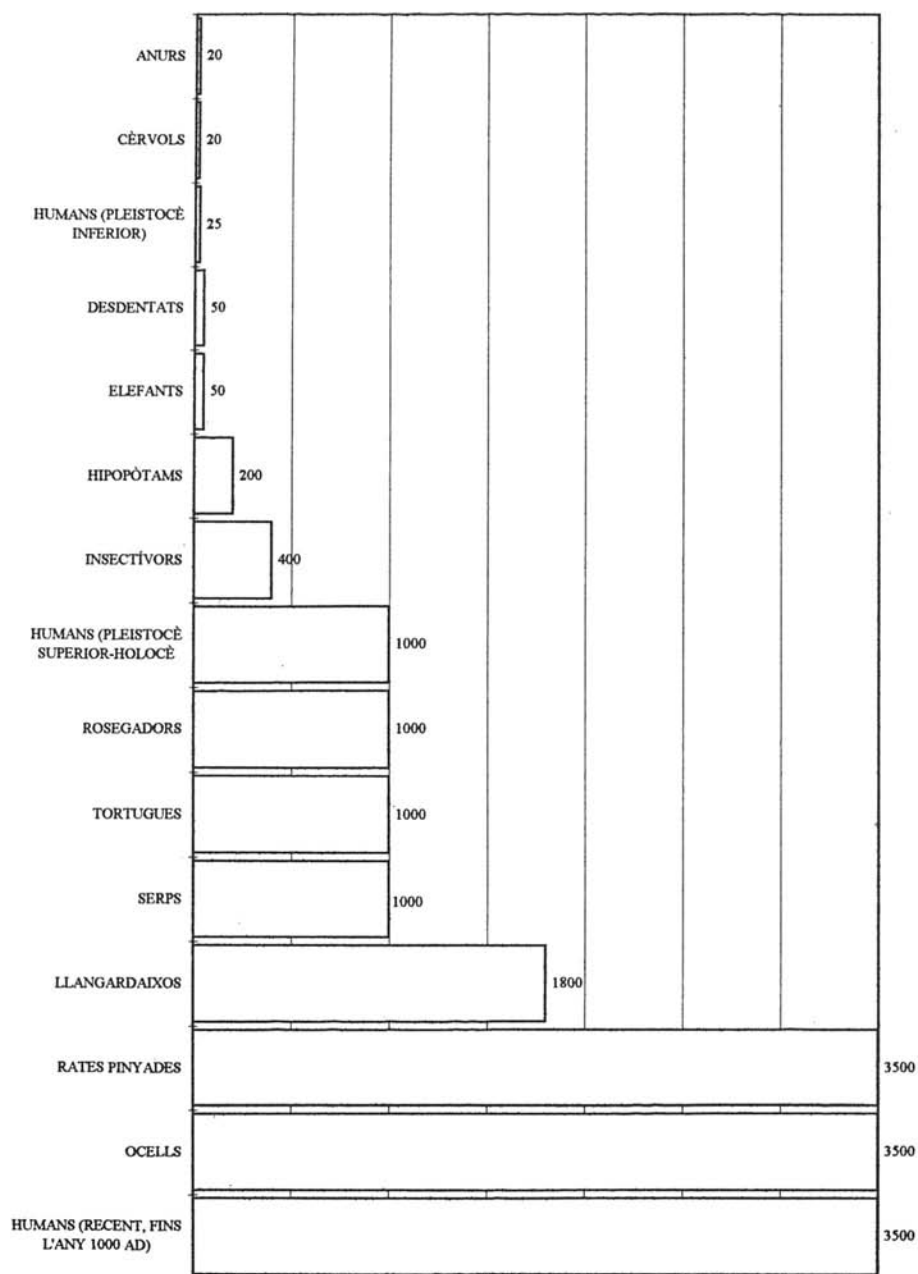


Figure 3. Espectres de dispersió ultramarina de diferents grups d'animals. Es presenta la distància màxima estimada de canal marí travessat.

Figure 3. Overseas dispersion range for different groups of animals. The maximum estimate overseas distance covered for each group is presented.

Illa	Gèneres presents	Ordre	Època
Cuba	<i>Megalocnus</i>	Edentata	Quaternari
	<i>Mesocnus</i>	Edentata	Quaternari
	<i>Neomesocnus</i>	Edentata	Quaternari
	<i>Miocnus</i>	Edentata	Quaternari
	<i>Neocnus</i>	Edentata	Quaternari
	<i>Habanocnus</i>	Edentata	Quaternari
	<i>Imagocnus</i>	Edentata	Miocè
	<i>Paralouatta</i>	Primates	Quaternari
La Hispaniola	<i>Parocnus</i>	Edentata	Quaternar
	<i>Synocnus</i>	Edentata	Quaternari
	<i>Antillothrix</i>	Primates	Quaternari
	<i>Quemisia</i>	Rodentia	Quaternari
La Tortuga	(no descrits)	Edentata	Quaternari
Puerto Rico	<i>Acratocnus</i>	Edentata	Quaternari
	<i>Puertoricomys</i>	Rodentia	Quaternari
	<i>Elasmodontomys</i>	Rodentia	Quaternari
Jamaica	<i>Xenothrix</i>	Primates	Quaternari
	<i>Clidomys</i>	Rodentia	Quaternari
Anguilla	<i>Amblyrhiza</i>	Rodentia	Quaternari
St Martin	<i>Amblyrhiza</i>	Rodentia	Quaternari
Curaçao	<i>Paulocnus</i>	Edentata	Quaternari
Madagascar	<i>Mesopropithecus</i>	Primates	Quaternari
	<i>Archaeoindris</i>	Primates	Quaternari
	<i>Babakotia</i>	Primates	Quaternari
	<i>Paleopropithecus</i>	Primates	Quaternari
	<i>Archaeolemur</i>	Primates	Quaternari
	<i>Hadropithecus</i>	Primates	Quaternari
	<i>Pachylemur</i>	Primates	Quaternari
	<i>Megaladapis</i>	Primates	Quaternari
	<i>Hippopotamus</i>	Artiodactyla	Quaternari
Wrangel	<i>Mammuthus</i>	Proboscidea	Quaternari
Cyclades	<i>Elephas</i>	Proboscidea	Quaternari
Creta	<i>Elephas</i>	Proboscidea	Quaternari
	<i>Hippopotamus</i>	Artiodactyla	Quaternari
	<i>Candiacervus</i>	Artiodactyla	Quaternari
Karpathos	<i>Candiacervus</i>	Artiodactyla	Quaternari
Kasos	<i>Candiacervus</i>	Artiodactyla	Quaternari
Xipre	<i>Elephas</i>	Proboscidea	Quaternari
	<i>Phanourios</i>	Artiodactyla	Quaternari
Sicília	<i>Elephas</i>	Proboscidea	Quaternari
Malta	<i>Hippopotamus</i>	Artiodactyla	Quaternari

Illa	Gèneres presents	Ordre	Època
Sardenya	<i>Megaloceros</i>	Artiodactyla	Pleistocè
	<i>Nesogoral</i>	Artiodactyla	Pliocè
	<i>Sus</i>	Artiodactyla	Pliocè
	<i>Macaca</i>	Primates	Pliocè
	<i>Oreopithecus</i>	Primates	Miocè
Baccinello	<i>Maremmia</i>	Artiodactyla	Miocè
	<i>Thyrrenotragus</i>	Artiodactyla	Miocè
	<i>Oreopithecus</i>	Primates	Miocè
Gargano	<i>Hoplitomeryx</i>	Artiodactyla	Pliocè
Gimnèsies	<i>Myotragus</i>	Artiodactyla	Quaternari
Menorca	cf. <i>Alilepus</i>	Lagomorpha	Pliocè
Eivissa	<i>Thyrrenotragus</i>	Artiodactyla	Miocè
	(no descrit)	Artiodactyla	Miocè
Ryukyu	<i>Cervus</i>	Artiodactyla	Quaternari
	<i>Capreolus</i>	Artiodactyla	Quaternari
Illes Channel (Califòrnia)	<i>Mammuthus</i>	Proboscidea	Quaternari
Sulawesi	<i>Bubalus</i>	Artiodactyla	Recent

Taula 4. Illes amb mamífers herbívors de talla mitjana/gran

Table 4. Islands containing middle- and large-sized herbivorous mammals

llindars es possible trobar representants de cada ordre a diferents illes, bé que la seva presència depèn de diferents factors (vgr., regió biogeogràfica, atzar, etc.).

Com a conseqüència de la capacitat colonitzadora dels mamífers, moltes illes relativament properes als continents han hostajat mamífers herbívors de mida mitjana i gran (veure taula 4). Diverses espècies han evolucionat a aquestes illes originant formes endèmiques insulars sovint molt modificades. Dintre dels mamífers herbívors insulars, alguns tàxons presenten un gran nombre d'apomorfies. Alguns exemples de tàxons d'herbívors altament modificats com a conseqüència de la seva evolució insular són diversos desdentats i primats de les Antilles,

els proboscídis nans, diversos prosímids de Madagascar, alguns hipopòtams nans, el gran simi *Oreopithecus bambolii* de les illes fòssils de Maremma (Itàlia), *Hoplitomeryx* de Gargano, i diversos remugants nans (com, per exemple, *Candiacervus cretensis*, i *Myotragus balearicus*). Totes aquestes espècies han estat producte de processos evolutius esdevinguts sota unes condicions ecològiques particulars. Com a tals, són testimonis inequívocs de la peculiar ecologia de les illes on vivien en el passat (abans que aquestes fossin colonitzades pels humans).

A l'illa de Madagascar el paleogremi dels herbívors de talla mitjana/gran estava ocupat, a més de per ocells, per una gran varietat de prosímids, bé que també s'hi troben

hipopòtams nans. Entre els prosimis extingits es troben els grans *Megaladapis*, que eren folívors arboris que s'enfilaven pels troncs dels arbres, talment com ho fan els koales australians. *Paleopropithecus* i *Babakotia* eren gèneres de prosimis malgatses que vivien als arbres on es desplaçaven com els actuals peresosos sudamericans. A Madagascar vivien també primats terrestres, tals com els *Hadropithecus*, convergents en certa mesura amb els babuins. Totes aquestes espècies reflecteixen comunitats ecològiques diferents de les actuals, amb una major importància dels folívors arboris (Fleagle, 1988).

Les Antilles Majors també contenien comunitats de mamífers herbívors molt peculiars. A Cuba, La Hispaniola i Jamaica s'han trobat restes d'espècies endèmiques de Primats de la família també endèmica Xenotrichidae (MacPhee, 1996). *Xenothrix mcgregori* de Jamaica és una monèia estranya amb una dentició reduïda, la qual reflecteix probablement una adaptació alimentícia particular encara desconeguda. *Antillothrix bernensis* de La Hispaniola pot haver estat una monèia de talla relativament gran. *Paralouatta varonai* és una Xenotrichidae gran d'aspecte similar a les monèies uduladores però adaptada a un estil de vida més terrestre, talment com la dels langurs o la dels extints *Hadropithecus* malgatses. Les monèies són actualment inexistents a les Antilles. Tot i que havien d'exercir un paper ecològic ben peculiar dintre de les paleocomunitats antillanes, els herbívors per excel·lència de les Antilles es troben entre els desdentats i els rosegadors, trobant-se entre els primers els més peculiars. Els desdentats de les Antilles estan pendents de revisió. Se sap, però que a Cuba i a La Hispaniola vivien espècies arborícoles i terrestres, mentre que a Puerto Rico aparentment només vivia una forma arborícola. Tot i que la seva alimentació ens és desconeguda, la peculiar dentició d'almenys una de les espècies, *Megalocnus rodens* de Cuba, suggereix interaccions peculiars amb la vegetació de l'illa.

Un altre cas d'evolució insular que testimonia unes peculiars relacions ecològiques és el de *Oreopithecus bambolii*. Es tracta d'un simi antropomorfe insular del Miocè de la Maremma, descendent dels *Dryopithecus* continentals, relacionats amb els orangutans actuals (Moyà i Köhler, 1997). Es tracta d'un hominoideu que va evolucionar sota condicions d'insularitat, i que presenta adaptacions particulars a la vida a un medi insular. Els ancestres de *Oreopithecus* eren arborícoles i es desplaçaven mitjançant braquiació. Hi ha pocs dubtes que passaven molt de temps i s'alimentaven als arbres. *Oreopithecus*, per contra, caminava dret, talment com els humans. La marxa bípeda fou possible a un ambient mancat de depredadors, i degué permetre l'accés a nous recursos tròfics, diferents dels que consumien els seus ancestres (Köhler i Moyà, 1997). De fet, la dentició de *Oreopithecus* és tan peculiar que fins i tot hi ha autors que no consideren que sia un antropomorfe.

Diferents illes del món han estat colonitzades per proboscids. L'arribada a una illa i la consolidació d'una població d'elefants amb poc dubtes ha hagut de representar un impacte molt fort sobre la vegetació. Els proboscids que han colonitzat les illes han evolucionat modificant la seva talla corporal cap a mides més reduïdes. Les formes més petites s'han trobat al Pleistocè medi de Sicília, i al Pleistocè superior de Tylos (Sondaar, 1977). Corresponen a elefants que en estat adult feien menys d'un metre d'alçada a la creu. Molts dels elefants nans insulars presenten modificacions a l'estructura de les dents que suggereixen adaptacions a alimentació de caràcter més abrassiu que la dels elefants continentals (Mol et al., 1996).

Entre els artiodàctils es troben també diferents herbívors insulars. Alguns bòvids antilopins i caprins han evolucionat adaptant la seva dentició a un règim de caràcter més abrassiu que el que tenen als continents (que ja ho és molt!). El cas extrem és *Myotragus balearicus* de Mallorca i Menorca. Aquesta espècie presentava una dentició altament

Illla	Espècie	Època
Menorca	<i>Cheirogaster gymnesica</i>	Pliocè
Mallorca	<i>Cheirogaster</i> sp.	Miocè
Pitiüses	<i>Cheirogaster</i> sp.	Pliocè, Pleistocè inferior
Malta	<i>Cheirogaster robusta</i>	Pleistocè inferior?
Tenerife	<i>Geochelone burchardi</i>	Pliocè
Gran Canària	<i>Geochelone vulcanica</i>	Pliocè
Fuerteventura	<i>Geochelone</i> sp.	Pliocè
Sombrero	<i>Geochelone sombreroensis</i>	Pleist. Sup.
Barbados	<i>Geochelone</i> sp.	Pleist. Sup.
Cuba	<i>Geochelone cubensis</i>	Pleist. Sup.
Mona	<i>Geochelone monensis</i>	Pleist. Sup.
Anguilla	<i>Geochelone</i> sp.	Pleistocè
Madagascar	<i>Geochelone grandidieri</i>	Pleist. Sup.
Aldabra	<i>Geochelone gigantea</i>	Recent
Seychelles	<i>Geochelone elephantina</i> , <i>G. arnoldi</i>	Recent (extingides)
Sulawesi	<i>Geochelone margae</i>	Pleistocè
Timor	<i>Geochelone</i> sp.	Pleistocè inferior
Galápagos	<i>Geochelone elephantopus</i>	Recent
Ryukyu	<i>Geochelone</i> sp.	Pleistocè
Nova Caledònia	<i>Meiolania platyceps</i>	Pleistocè
Illes Loyalty	<i>Meiolania</i> sp.	Pleistocè
Walpole	<i>Meiolania mackayi</i>	Pleistocè

Taula 5. Tortugues insulars de talla mitjana/gran.
Table 5. Middle-and large-sized insular tortoises.

modificada (Bover i Alcover, en premsa) i era capaç d'alimentar-se de plantes considerades verinoses (Alcover et al., en premsa b).

De qualsevol forma, donada la seva limitada capacitat dispersiva, el gremi dels herbívors de talla mitjana/gran només està ocupat per mamífers a relativament poques

illes, les quals són properes als continents. Les illes més allunyades estan mancades de grans mamífers herbívors. En aquestes illes el gremi dels herbívors de talla mitjana/gran està ocupat per rèptils o per ocells.

Entre els rèptils actuals l'únic grup que presenta un bon nombre d'espècies herbívo-

Ills	Espècie	Família	Estatus
Komodo, Rintja, Padar	<i>Varanus komodoensis</i>	Varanidae	Vivent
Flores	<i>Varanus</i> sp.	Varanidae	Extint
Galápagos	<i>Amblyrhynchus cristatus</i>	Iguanidae	Vivent
	<i>Conolophus pallidus</i>	Iguanidae	Vivent
	<i>Conolophus subcristatus</i>	Iguanidae	Vivent
Puerto Rico	<i>Cyclura pinguis</i>	Iguanidae	Descomp.
Anegada	<i>Cyclura pinguis</i>	Iguanidae	Vivent
La Hispaniola	<i>Cyclura cornuta</i>	Iguanidae	Vivent
Bahamas	<i>Cyclura</i> sp.	Iguanidae	Descomp.
Angel de la Guarda	<i>Sauromalus hispidus</i>	Iguanidae	Vivent
San Esteban	<i>Sauromalus varius</i>	Iguanidae	Vivent
Nova Zelanda	<i>Hoplodactylus delcourti</i>	Gekkonidae	Extint
Rodríguez	<i>Phelsuma gigas</i>	Gekkonidae	Extint
Nova Caledònia	<i>Rhacodactylus leachianus</i>	Gekkonidae	Vivent
	<i>Proboscincus courti</i>	Scincidae	Vivent
Illes Loyalty	<i>Proboscincus garnieri</i>	Scincidae	Vivent
Canàries	<i>Gallotia goliath</i> [=maxima] [=simonyi?]	Lacertidae	Extint [vivent?]
Cap Verd	<i>Macroscincus coctei</i>	Scincidae	Extint
Solomon	<i>Corucia zebrata</i>	Scincidae	Vivent
Ryukyu	<i>Eumeces kishinouyei</i>	Scincidae	Vivent

Taula 6. Saures de gran talla presents a illes vertaderes. El llistat inclou una mostra de les espècies que presenten una llargària del musell a la cloaca de més de 30 cm.

Table 6. Insular middle- and large-sized saurians. This list includes only a sample of species with a snout vent length > 30 cm.

res és el dels quelonis. Szarski (1962) considera que la raó per la qual no s'ha donat una radiació de saures herbívors als continents s'ha de relacionar amb el fet que aquests rèptils no han desenvolupat les característiques necessàries per a una explotació eficient de les plantes: mecanismes de capolament amb les mandíbules, una temperatura corporal constant elevada, i una flora estomacal sim-

biòtica per digerir la cel·lulosa. Aquestes deficiències no s'haurien pogut superar per causa dels depredadors. Només les espècies que han desenvolupat estructures òssies per defensar-se dels depredadors (tals com les tortugues) o les que viuen als ambients insulars mancats de mamífers depredadors podrien haver desenvolupat estratègies tròfiques herbívores.

En efecte, a diferents illes es troben rèptils insulars que exerceixen una pressió gens menyspreable com a consumidors primaris. Aquest és el cas de les tortugues de mida gran. A diferents illes arreu del món han evolucionat tortugues de mida relativament gran (taula 5). Aquest és el cas de les Galápagos, d'Aldabra, Seychelles, diverses illes de la Wallacea, les Ryukyu, així com de les illes Canàries, diferents illes mediterrànies (Malta, Menorca, Mallorca, Eivissa, Formentera). Les tortugues de mida gran han prosperat a illes no massa allunyades dels continents on no es troben mamífers herbívors. Les dades faunístiques que tenim apunten a que pot existir una certa incompatibilitat ecològica entre les tortugues insulars de talla gran i els mamífers herbívors de talla gran (artiodàctils, desdentats, proboscídis i ocasionalment rosegadors i primats), la qual probablement és més gran quan més petita és l'illa. En efecte, les illes que contenen tortugues de talla gran no solen contenir artiodàctils. Dues possibles excepcions poden ésser els casos d'Eivissa (on pot haver conviscut una tortuga de mida gran amb un caprí, bé que cal confirmar la coexistència d'aquests dos tàxons) i les illes Ryukyu (on pot haver conviscut una tortuga de mida relativament gran amb un cèrvid). A La Hispaniola es coneixen restes fòssils d'una tortuga de talla mitjana al Pleistocè superior, a un moment en que a l'illa vivien desdentats i rosegadors de mida gran. A Timor una tortuga de gran talla procedeix dels mateixos nivells del Pleistocè inferior d'on provenen restes d'un estegodont nan. A Madagascar, amb una gran diversitat de primats herbívors terrestres, es coneixen també les restes d'una tortuga terrestre de gran mida. A l'illa de Menorca, una tortuga geganta va viure amb una llebre de gran talla corporal. Les interaccions precises entre totes aquestes espècies ens són desconegudes.

Els saures insulars en repetides ocasions han evolucionat incrementant la seva talla corporal. Sovint un increment de la talla corporal es relaciona amb (i probablement és conseqüència de) un canvi en la dieta. Els ani-

mals més grans poden explotar recursos energèticament més pobres que els més petits (Rand, 1978). Els lacèrtids, gecònids i escincíids insulars de talla gran (taula 6) solen ésser herbívors. Es poden considerar com els representants del gremi dels herbívors de talla mitjana, que aprofiten l'oferta de recursos disponible a les illes que estan mancades de mamífers herbívors de talla mitjana. En un cas, el de la iguana marina de les Galápagos, l'evolució insular ha originat una espècie de saure que cerca el seu aliment a la mar, consumint recursos a 10 m de fondària i més. Aquesta espècie s'ha considerat com el saure herbívor més improbable (Rand, 1978).

Talment, però, com esdevé entre els superdepredadors, habitualment a les illes més allunyades dels continents el gremi dels herbívors de mida mitjana/gran és essencialment, i de vegades exclusivament, ocupat per ocells. Dintre dels gremis potencials d'herbívors (taula 2), els ocells nectarívors i granívors no són de talla gran. Els ocells herbívors de talla mitjana i essencialment els de talla gran són bàsicament folívors. Als continents es troben ben representats els ocells que consumeixen fruits, llavors, i, a les zones tropicals, nèctar, però hi ha molt pocs ocells folívors. De fet, tot i que la folivòria és rara als ocells (menys d'un 3% de les espècies vivents d'ocells són folívores), són coneguts bastants de casos d'espècies folívores insulars extingides, tals com els moa-nals de les Hawaii i els moes de Nova Zelanda.

Morton (1978) considera que la raó per la qual hi ha tan pocs ocells que sien folívors obligats radica en que l'extracció d'energia de les fulles requereix un temps de retenció relativament llarg, de manera que les fulles han d'ésser menjades en grans quantitats i emmagatzemades en un gran espai emmagatzemador al conducte alimentari. Això és el que permet que es pugui donar una digestió bacteriana simbiòtica de la cel·lulosa. El pes de la quantitat gran de fulles que cal processar per obtenir energia és un desavantatge molt gran per al vol, i aquesta hauria estat la causa que entre els ocells continentals no s'haguessin

Illa	Espècie
Madagascar	<i>Mullerornis agilis</i>
	<i>Mullerornis betsilei</i>
	<i>Mullerornis rudis</i>
	<i>Aepyornis gracilis</i>
	<i>Aepyornis hildebrandti</i>
	<i>Aepyornis maximus</i>
	<i>Aepyornis medius</i>
Fiji	<i>Megapodius</i> sp.
Hawaii	<i>Thambetochen chauliodous</i>
	<i>Thambetochen xanion</i>
	<i>Chelychelynechen quasus</i>
	<i>Ptaiochen pau</i>
	<i>Branta sandvicensis</i>
	<i>Branta hylobadistes</i>
Nova Caledònia	<i>Geochen ruax</i>
	<i>Megapodius molistructor</i>
	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>
	<i>Porphyrio kukwiedei</i>
	<i>Rhynochetos jubatus</i>
Nova Zelanda	<i>Rhynochetos kukwiedei</i>
	<i>Anomalopteryx didiformis</i>
	<i>Dinornis giganteus</i>
	<i>Dinornis novaezelandiae</i>
	<i>Dinornis struthoides</i>
	<i>Emeus crassus</i>
	<i>Euryapteryx curtus</i>
	<i>Euryapteryx geranoides</i>
	<i>Megalapteryx didinus</i>
	<i>Pachyornis australis</i>
	<i>Pachyornis elephantopus</i>
	<i>Pachyornis mappini</i>
	<i>Cnemiornis calcitrans</i>
	<i>Cnemiornis gracilis</i>
	<i>Aptornis defossor</i>
Nova Caledònia	<i>Aptornis otidiformis</i>
	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>
Malta	<i>Cygnus falconeri</i>
Eivissa	<i>Anser</i> sp.

Taula 7. Ocells herbívors insulars de talla mitjana i gran.

Table 7. Island middle- and large-sized herbivorous birds.

originat quasi ocells que sien folívors obligats. Les pressions selectives haurien potenciat el vol en detriment de la folivoria. A les illes, però, on els grans mamífers depredadors no hi són, la selecció natural hauria permès els ocells emprar un recurs abundant i fàcil d'obtenir, que els està vedat als continents. De fet, la presència d'ocells folívors en relativa abundància en el passat a moltes illes del món no sols té un interès evident per entendre l'ecologia de les illes, sinó que demostra que els ocells són capaços d'extreure energia de les fulles, talment com ho fan molts de mamífers.

A diferents illes prou grans els ocells han evolucionat originant formes que exerceixen un paper similar a l'exercit pels grans mamífers als ecosistemes continentals (vegeu la taula 7). Aquest és el cas de Nova Zelanda, on varen evolucionar una dotzena d'espècies de moes. Els moes són ocells de mida gran, fins a 3,5 m d'alçada. S'ha discutit molt el paper exercit pels moes dintre dels ecosistemes de Nova Zelanda. Tot i que només es coneix parcialment la seva alimentació (vgr., veure Anderson, 1989), sembla clar que eren representants del gremi dels herbívors de talla gran, d'una forma similar a com els mamífers ungulats ho són als continents. La similitud ecològica entre els moes i els ungulats pot haver estat tal que fins i tot es pot haver donat a les seves estructures internes (vgr., Wardle, 1985; Atkinson i Greenwood, 1989).

Altres ocells herbívors de gran talla són els ocells elefants de Madagascar, amb 7 espècies, una de les quals, *Aepyornis maximus*, podia pesar més de 300 kg. A les illes Hawaii varen viure els moa-nalos, ànneres de mida gran, com les oques, amb un estil de vida més terrestre que aquestes. Els moa-nalos són els representants de major talla del gremi dels herbívors a les Hawaii. La seva alimentació és parcialment coneguda gràcies a l'estudi del contingut dels seus copròlits (James i Burney, 1997). *Thambetochen chaulidotus* consumia, entre altres coses, falgueres, un recurs poc habitual a la dieta dels vertebrats, degut a la seva toxicitat.

Talment com esdevé entre els mamífers, on trobam a les illes espècies d'herbívors, tals com a *Myotragus balearicus* a les Balears (Alcover et al., en premsa b) i diversos espècies de lemúrids del gènere *Haplemur* a Madagascar (Glander et al., 1989), que s'alimenten de plantes tòxiques, indigeribles per espècies continentals, entre els ocells insulars també es troben espècies consumidores de plantes considerades tòxiques. Així, és curiós constatar que una bona part dels ocells que consumeixen falgueres són espècies insulars. Aquest és el cas del colom *Ptilinopus insularis*, de l'illa Henderson, que menja principalment brots de la falguera *Phymatosorus scolopendria*. El pinsà borroner de les Açores *Pyrrhula pyrrhula murina* menja ocasionalment fulles de falgueres. L'espècie extinta de moa-nalo de les Hawaii *Thambetochen chaulidotus* consumia també falgueres, segons es desprèn de l'anàlisi del contingut dels seus copròlits (per a una revisió, vegeu James i Burney, 1997).

Els gremis dels herbívors estan pràcticament monopolitzats pels ocells a moltes illes. Dintre dels herbívors es troben nombroses espècies frugívores que han hagut d'exercir interaccions molt fortes amb la vegetació de les illes que habitaven. Una discussió clàssica és la interacció inferida (i discutida) entre els dodós i els tambalacoques a l'illa de Maurici (veure Traveset, present volum). Moltes illes pacífiques, amb vegetació de caràcter tropical, contenen espècies peculiars de columbiformes, de psitaciformes i de megaquiròpters que interactuen amb els arbres, consumint els seus fruits i dispersant les seves llavors. L'extinció d'espècies endèmiques sol tenir conseqüències en la dinàmica de la vegetació de les illes. A moltes d'aquestes illes són els ocells i els megaquiròpters els únics dispersors potencials de llavors presents.

Els exemples que s'han presentat en aquesta aproximació a l'ecologia del passat de les illes permeten constatar que les faunes naturals de les illes no tan sols estaven formades per espècies singulars, de vegades alta-

ment singulars, sinó que les relacions ecològiques que tenien entre elles i amb la vegetació sovint eren també summament singulars. Es constata com les illes són mons apart, amb una tendència a ésser monopolitzats per ocells, i en menor mesura per rèptils i per mamífers voladors, en detriment dels mamífers terrestres. En la present aproximació tan sols s'han analitzat breument els gremis del superdepredadors i dels herbívors de talla gran/mitjana. En els dos casos es constaten singularitats que es presenten amb una certa regularitat. Per a altres relacions ecològiques que es donen a les illes, definibles per l'ocupació d'altres gremis de depredadors, herbívors o paràsits, existeixen també singularitats, probablement d'una forma bastant regular.

Algunes dades sobre les comunitats insulars del passat

Fins aquí s'ha enfocat la nostra aproximació a l'ecologia del passat des de dues òptiques diferents. En primer lloc, s'han presentat algunes dades que qüestionen la validesa de l'anomenada teoria de la biogeografia insular. La relació A/S se compleix per a un bon nombre de casos, però l'anomenat "turnover" sembla no ésser un procés dinàmic que actui constantment. Per contra, a la colonització de les illes i l'evolució de les seves faunes i flors s'alternen períodes d'èstasi biològica, que poden durar molt, i períodes de renovació, que poden ésser molt curts. En segon lloc, s'han presentat una sèrie d'exemples de relacions ecològiques singulars que s'han detectat a les illes. Aquests exemples s'han centrat en l'anàlisi dels gremis dels superdepredadors i dels herbívors de talla mitjana/gran. A continuació presentarem algunes dades que disposam sobre les comunitats insulars del passat.

L'anàlisi de les comunitats ecològiques és complexa, i sovint es defineixen sobre la vegetació. De fet, les comunitats animals (almenys algunes comunitats animals, tals com les ornítiques) i les vegetals solen estar íntimament relacionades (Cody, 1985).

Disposam de dades sobre la vegetació del passat de poques illes. Aquestes dades poden ésser directes, i provenen o bé d'anàlisis palinològiques o bé de l'anàlisi de macrorestes vegetals, o indirectes, i provenen d'inferències realitzades a partir de l'estudi de la fauna.

A l'àrea mediterrània es disposa d'informacions sobre les paleoflores de les Gimnèsies, de Còrsega i de Creta. La flora del Pleistocè superior i Holocè de les illes Gimnèsies és coneguda només parcialment, ja que tan sols es tenen dades palinològiques de 6 depòsits, 2 de Mallorca i 4 de Menorca. Tot i amb això, els resultats de les anàlisis palinològiques permeten dibuixar una vegetació del Pleistocè superior i Holocè que és radicalment diferent de l'actual (Burjachs et al., 1994; Pérez-Obiol et al., 1996; Yll et al. 1994, 1997). En efecte, les plantes arbòries dominants en semblen haver estat *Buxus* i *Corylus*, juntament amb *Juniperus* i *Ephedra*. Altres espècies que han hagut d'ésser importants són *Acer granatensis* i els *Quercus* de tipus caducifoli. Són importants els registres de *Erica*. Resulta, en canvi, notable la gran escassetat de *Quercus* de tipus perennifoli. Els boscos d'alzines (*Quercus ilex*) són considerats com a la vegetació climàtica actual de les Balears (Bolós i Molinier, 1958). També es notable l'escassetat en el registre anterior al 6000 aP de *Pistacia* i de *Olea*, dues espècies que actualment contribueixen de manera important en la configuració del paisatge de les garrigues de les Balears. El canvi més notable de vegetació de les Gimnèsies esdevé cap al 6000 aP (Pérez-Obiol et al., 1994). A partir d'aquesta data els *Quercus* de tipus perennifoli comencen a tenir una importància cada vegada més rellevant en el paisatge.

A hores d'ara no es disposa de dades sobre la flora prehumana de les Pitiüses. L'única estació que s'ha analitzat, Es Pouàs, ha lliurat molt poc pol·len, el qual pertany bàsicament a espècies anemòfiles. No es pot garantir que el pol·len hagi estat produït per espècies presents a l'illa en el moment de la deposició o que, contràriament, hagi estat transportat pel vent des del continent veïnat.

No obstant, el registre fòssil de vertebrats del Pleistocè superior i Holocè permet inferir que els paleoambients de les illes Pitiüses havien de diferir notablement dels de les Gimnèsies. En efecte, l'evidència de les diferències paleoambientals prové del registre fòssilífer de mamífers terrestres i d'ocells. La comunitat de mamífers terrestres era del tot absent a les Pitiüses, mentre que la comunitat ornítica s'estructurava a les Pitiüses d'una forma molt diferent que a les Gimnèsies (Seguí i Alcover, en premsa). Les comunitats d'ocells es correlacionen normalment amb la vegetació (vgr., Cody, 1985; Welsh i Loughheed, 1996). Donat que les comunitats ornítiques de les Pitiüses i de les Gimnèsies diferien substancialment durant el Pleistocè superior i Holocè, es pot inferir que la vegetació d'aquestes illes també hi havia d'esser diferent en el passat (Palmer et al., en premsa).

El registre palinològic del Pleistocè superior de Còrsega és conegut gràcies als treballs de Reille (1984; 1992), Reille et al. (1997). L'anàlisi de la vegetació del passat de Còrsega és complexa, en tractar-se d'una illa abrupta amb diversitat ambiental. Actualment es distingeixen 7 pisos de vegetació (Gamisans, 1991). S'han realitzat anàlisis palinològiques a 27 localitats. Sembla que en el passat la vegetació dominant de les elevacions mitjanes i baixes de Còrsega estava formada per boscos de *Arbutus* i de *Erica*. A altàries més elevades es trobaven boscos de *Quercus* caducifolis i boscos mixtos amb *Taxus*. Com en el cas de les Gimnèsies, la presència de *Quercus* perennifolis era poc important abans del 6000 aP (Reille, 1984).

A les illes de la Mediterrània occidental sembla que la desaparició local de diferents espècies arbòries no es relaciona directament amb la primera presència humana a les illes de la Mediterrània occidental. En efecte, tal i com s'ha indicat abans, els espectres palinològics de Mallorca i de Menorca registren el major canvi florístic entre el 6000 i el 4000 aP. A Mallorca i Menorca aquest canvi ve definit per l'expansió a les illes dels *Quercus* de tipus perennifoli. Curiosament, els

Quercus perennifolis s'expandeixen també a Còrsega durant la mateixa època (Reille, 1992). Una explicació de la substitució dels boscos de *Corylus* i *Buxus* a Mallorca i Menorca pels boscos de *Quercus* *ilex* i per les màquies de *Olea* i *Pistacia* suggereix que hauria estat bàsicament conseqüència d'un canvi climàtic (Pérez-Obiol et al., 1996). No es pot excloure, però, que aquest canvi florístic hagi estat ocasionat pel humans (Alcover et al., en premsa b, d).

En efecte, recentment (Gamisans, 1991) s'ha suggerit que l'expansió dels *Quercus* perennifolis a Còrsega pot tenir un origen antròpic. La hipòtesi amb la que es treballa suposa que els humans haurien transformat radicalment el paisatge d'almenys algunes de les illes mediterrànies introduint i potenciant els *Quercus* de tipus perennifoli, amb l'objecte d'emprar els seus fruits (els aglans) per al seu consum o per al consum de la fauna domèstica. Els aglans de les alzines tenen l'avantatge davant d'altres fruits comestibles mediterranis (com, per exemple, les arboses) de poder-se estotjar durant llargs períodes de temps. La mateixa hipòtesi pot ésser vàlida per explicar l'expansió dels alzinars a Mallorca i Menorca. D'acord amb aquesta interpretació l'associació vegetal que fins fa poc es considerava com a la climàx de Mallorca i Menorca, el *Querquetum ilicis*, no seria sinó el resultat de la primera gran transformació del paisatge vegetal realitzada pels humans entre fa 6.000 i 4.000 anys.

Aparentment, doncs, els patrons generals de canvi faunístic i florístic a l'Holocè de les illes de la Mediterrània occidental es poden relacionar amb l'arribada dels humans, tot i que no semblen ésser conseqüència directa de la primera ocupació del territori, sinó una transformació un poc més tardana. Els canvis esdevenguts han estat d'una magnitud tal que han comportat una transformació molt gran de tots els ecosistemes insulars, àdhuc del paisatge. No hi ha dubte que la transformació del paisatge s'ha hagut d'interrelacionar amb les extincions i amb les immigracions d'espècies.

Es tenen poques dades sobre aquest canvi de paisatge. A Còrsega els *Quercus* de fulla caduca i les formacions amb *Taxus* descendien fins vorera mar a la part oriental de l'illa (Reille, 1984). A Mallorca i Menorca les formacions de *Buxus* descendien també fins a vorera mar (Yll et al., 1994). Totes aquestes formacions varen recular rere l'arribada dels humans, fins a desaparèixer en alguns casos (vgr., les formacions de *Buxus* a Menorca). El paisatge vegetal que configura actualment les Gimnèsies és ben diferent del que conegueren els primers colonitzadors humans. Aparentment, talment com a passat amb diversos grups faunístics, la vegetació actual de les Balears és més diferent de la vegetació del passat que la de Còrsega, una illa menys poblada, més abrupta i més gran, on encara hi hauria remanents importants de la vegetació original (Gamisans, 1991).

Manquen dades palinològiques que revelin la flora del Pleistocè superior de les altres illes mediterrànies. Es tenen dades molt parcials de la flora de l'Holocè de l'illa de Creta (vegeu, per exemple, les dades sintètiques presentades per Bottema, 1996), les quals demostren que *Quercus pubescens*, actualment relictual a l'illa, era relativament abundant abans de l'arribada dels colonitzadors neolítics. No se sap massa be quan es va produir la substitució dels *Quercus* caducifolis pels perennifolis, però se suposa que aquest canvi degué estar relacionat amb la introducció de noves pràctiques agrícoles, igual que l'expansió a l'illa de *Olea*.

Es disposa d'informacions sobre la vegetació del passat d'altres illes del món, les quals demostren que la magnitud dels canvis esdevinguts rere l'arribada dels humans ha estat si més no important. Així, Flenley et al. (1991) han detectat pol·len de set espècies d'arbres a sediments llacunars de l'illa de Pàsqua, una illa on no hi ha actualment arbres nadius. A l'illa de Trindade, actualment mancada d'arbres, Eyde i Olson (1983) descriuen tronc grans, de més de deu metres, de *Colubrina glandulosa*. Aquesta planta formava boscos que desapareixeren entre 1803 i

1821. L'illa de Madeira, rere la seva troballa pels portuguesos, va ésser cremada pels primers colonitzadors. L'incendi ocasionat va durar set anys. Les conseqüències detallades d'aquest foc sobre la flora i la fauna originàries de l'illa es deconeixen, però degueren ésser no gens menyspreables. Una cosa semblant va succeir a Madagascar. L'arribada dels humans fa 2000 anys es veu reflectida en el registre fòssilífer per un increment espectacular en els nivells de carbons (Burney, 1993). La incidència dels focs d'origen humà sobre la vegetació i sobre la fauna de l'illa són actualment desconeguts, però es evident que no han hagut d'ésser menyspreables. A les illes Hawaii, talment com a Mallorca i Menorca, la majoria de les espècies vegetals obtingudes en el registre fòssilífer viuen actualment a les illes, però hi ha evidències de l'extinció d'una espècie de falguera (Selling, 1946). També hi ha evidències que rere l'arribada dels humans hi ha hagut canvis importants en l'estructura de les comunitats vegetals de les terres baixes. Una lleguminosa arbustiva molt comuna durant l'Holocè a Oahu quasi ha desaparegut (Athens et al., 1992; James, 1995).

Talment com indica James (1995), els canvis antropogènics prehistòrics a la vegetació de les illes poden haver estat extensos, i han tengut implicacions importants per al funcionament dels ecosistemes. És presumible que moltes comunitats vegetals insulars que hi havia en el passat hagin desaparegut totalment. Això ha hagut de comportar les pèrdues d'interaccions úniques entre plantes i animals.

En definitiva, les dades presentades en aquest treball permeten constatar que en el passat les faunes i flors de les illes s'estructuraven de forma peculiar. A la majoria d'illes de les que tenim registres palinològics, es constata que la vegetació del passat era diferent de l'actual. Probablement, els canvis en l'estructura i funció de la vegetació insular esdevinguts rere l'arribada dels humans són una constant arreu del món. La singularitat de les relacions ecològiques que es donaven a les

illes permet parlar de l'ecologia de les illes com a una part ben diferenciada de l'ecologia global. L'ecologia de les illes revela patrons peculiars de relacions ecològiques. Molts dels gremis insulars estan monopolitzats pels ocells, a diferència del que esdevé als continents, on aquests comparteixen els gremis amb mamífers i rèptils. Moltes de les relacions ecològiques singulars que avui s'observen a les illes són interaccions modelades a través d'una llarga evolució sota condicions ecològiques singulars. Són només la punta de l'iceberg del que eren en el passat. La seva conservació a un món que tendeix a la uniformitat mereix ésser considerada una prioritat.

Agraïments

El present treball s'inclou en els Projectes d'Investigació PB97-1173 i PB94-1175 de la DGICYT. Un dels autors (PB) està becat per la Direcció General d'Educació de la Conselleria d'Educació, Cultura i Esports del Govern Balear, i un altre (BS) pel Ministeri d'Educació i Ciència.

Bibliografia

- Alcover, J. A. 1980. Note on the present mammalian fauna from the Balearic and Pityusic Islands. *Misc. Zool.*, 6: 141-149.
- Alcover, J. A., Campillo, X., Macías, M. i Sans, A. en premsa (a). Mammal Species of the World: Additional Data on Insular Mammals. *American Museum Novitates*
- Alcover, J. A. i Mayol, J. 1981. Espècies reliques d'amfibis i de rèptils a les Balears i Pitiüses. *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 25: 151-167.
- Alcover, J. A., McMin, M. i Altaba, C. R. 1994. Eivissa: a Pleistocene oceanic-like island in the Mediterranean. *Nat. Geogr. Res. & Explor.*, 10: 236-238.
- Alcover, J. A. i Muntaner, J. 1986. Els Quiròpters de les Balears i Pitiüses: una revisió. *Endins*, 12: 51-63.
- Alcover, J. A. i McMin, M. 1994. Predators of Vertebrates on Islands. *BioScience*, 44: 12-18.
- Alcover, J. A., Pérez-Obiol, R., Yll, E. I. i Bover, P. en premsa (b). The diet of *Myotragus balearicus* Bate 1909 (Artiodactyla, Caprinae), an extinct bovid from the Balearic Islands: evidence from coprolites. *Biol. J. Linn. Soc.*
- Alcover, J. A., Sans, A. i Palmer, M. en premsa (c). The Extent of Extinctions of Mammals on Islands. *J. Biogeogr.*
- Alcover, J. A., Seguí, B. i Bover, P. en premsa (d). Extinctions and Local Disappearances of Vertebrates in the Western Mediterranean Islands. In R. D. E. MacPhee (ed.), "Explaining Quaternary Extinctions: Humans and Other Catastrophes". Plenum Press: NYC.
- Anderson, A. 1989. *Prodigious Birds. Moas and moa-hunting in prehistoric New Zealand*. Cambridge Univ. Press, 238 pp.
- Atkinson, I. A. E. i Greenwood, R. M. 1989. Relationships between moas and plants. *New Zealand J. Ecol.*, 12 (suppl.): 67-96.
- Athens, J. S., Ward, J. i Wickler, S. 1992. Late Holocene lowland vegetation, O'ahu, Hawai'i. *New Zealand Journal of Archaeology*, 14: 9-34.
- Blondel, J. 1986. *Biogéographie Evolutive*. Masson eds. Paris, 221 pp.
- Blondel, J. i Frochot, B. 1976. Caractères généraux de l'avifaune corse. Effets de l'insularité et influence de l'homme sur leur evolution. *Bull. Soc. Sci. Nat. Corse*, 619: 63-74
- Bolós, O. de, i Molinier, R. 1958. Recherches phytosociologiques dans l'île de Majorque. *Collectanea Botanica*, 5: 699-863.
- Bottema, S. 1996. Notes on the Holocene Vegetation History of Crete. In Reese, D. S. (ed.), "Pleistocene and Holocene Fauna of Crete and its first Settlers". *Monographs in World Archaeology*, 28: 53-59.

- Bourlière, F. 1975. Mammals, small and large: the ecological implications of size. In Golley, F. B., Petrusiewicz, K. i Ryszkowski L. (eds.) "Small Mammals: their Productivity and Population Dynamics" : 1-8. IBP 5, Cambridge University Press.
- Bover, P. i Alcover, J. A. en premsa. The Evolution and Ontogeny of the Dentition of *Myotragus balearicus* Bate, 1909 (Artiodactyla, Caprinae): Evidences from New Fossil Data. *Biol. J. Linn. Soc.*
- Buffeteaut, E. 1983. *Mekosuchus inexpectatus* n.g., n.sp., crocодиulien nouveau de l'Holocène de Nouvelle Calédonie. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 304, sér. II, 14: 853-856.
- Burjachs, F., Pérez-Obiol, R. Roure, J. M. i Julià, R. 1994. Dinàmica de la Vegetació Durante el Holoceno en la Isla de Mallorca. *Trab. Pal. Bas. Apl.*: 199-210.
- Burney, D.A. 1993. Late Holocene environmental changes in arid southwestern Madagascar *Quaternary Research*, 40: 98-106.
- Carlquist, S. 1965. *Island Life*. Natural History Press, Garden City, New York.
- Carlquist, S. 1974.- *Island Biology*. Natural History Press, New York, 619 pp.
- Cheyran, G. 1984. Les mammifères des îles de Provence et de Méditerranée occidentale: un exemple de peuplement insulaire non équilibré?. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 39: 37-54.
- Christensen, C. C. i Kirch, P. W. 1981. Nonmarine mollusks from archaeological sites on Tikopia, southeastern Solomon islands. *Pacif. Sci.*, 35: 75-88.
- Christensen, C. C. i Kirch, P. W. 1986. Nonmarine mollusks and ecological change at Barber Point, O'ahu, Hawai'i. *Occ.Papers Bernice P Bishop Mus.*, 26: 52-80.
- Cody, M. C. 1985. *Habitat selection in birds*. Academic Press: NY.
- Connor, E. F. i McCoy, E. D. 1979. The Statistics and Biology of the Species-Area Relationships. *Amer. Nat.*, 113: 791-833.
- Cuerda, J. 1975. *Los Tiempos Cuaternarios en Baleares*. Edit. Inst.Est.Baleàrics, Palma de Mallorca, 304 pp.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species*. Murray, London.
- Eisenberg, J. F. 1981. *The Mammalian Radiations*. The University of Chicago Press, Chicago, 610 pp.
- Eisenmann, V. 1990. Juvenile characters and systematic affinities of the skulls of *Cynotherium sardous*, an endemic Pleistocene canid from Sardinia. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 310: 433-439.
- Eliasson, U. 1995. Patterns of Diversity in Island Plants. In Vitousek, P. M., Loope, L. L. i Adersen, H. (Eds.) "Islands. Biological Diversity and Ecosystem Function". *Ecological Studies*, 115: 35-50. Springer Verlag, Berlin.
- Eyde, R. H. i Olson, S. L. 1983. Dead trees of Ilha da Trindade. *Bartonia*, 49: 32-51.
- Fleagle, J. G. 1988. *Primate Adaptations and Evolution*. Academic Press, New York, 486 p.
- Flenley, J. R., King, A. S. M., Jackson, J. i Chew, C. 1991. The Late Quaternary vegetational and climatic history of Eastern Island. *J. Quat. Sci.*, 62: 85-115.
- Florit, X. i Alcover, J. A. 1987. Els ocells del Pleistocè superior de la Cova Nova (Capdepera, Mallorca). II. Fauna associada i discussió. *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 31: 33-44.
- Florit, X., Mourer-Chauviré, C. i Alcover, J. A. 1989. Els ocells pleistocènics d'Es Pouàs, Eivissa. Nota preliminar. *Bull. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 56: 35-46.
- Gamisans, J. 1991. *La Végétation de la Corse*. Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, Suisse.
- Gautier, F., Clauzon, G., Suc, J. P., Cravatte, J. i Violanti, D. 1994. Age et Durée de la Crise de Salinité Messinienne. *C. R. Acad. Sci. Paris*, ser. II, 318: 1103-1109.
- Glander, K. E., Wright, P. C., Seiger, D. S., Randrianasolo V. i Randrianasolo, B. 1989. Consumption of Cyanogenic Bamboo by a Newly Discovered Species

- of Bamboo Lemur. *Amer. J. Primatol.*, 18: 1-7.
- Goodfriend, G. A., Cameron, R. A. D. i Cook, L. M. 1994. Fossil evidence of recent human impact on the land snail fauna of Madeira. *J. Biogeogr.*, 21: 309-320.
- Goodfriend, G. A. i Mitterer, R. M. 1988. Late Quaternary land snails from the north coast of Jamaica: local extinctions and climatic change. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, 63: 293-311.
- Goodman, S. M. 1994a. Description of a new species of subfossil eagle from Madagascar: *Stephanoaetus* (Aves: Falconiformes) from the deposits of Ampasambazimba. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 107: 421-428.
- Goodman, S. M. 1994b. The enigma of anti-predator behavior in lemurs: evidence of a large extinct eagle on Madagascar. *Intern. J. Primatol.*, 15: 129-134.
- Gorman, G. C. 1979. *Island Ecology*. Outline Studies in Ecology. Chapman and Hall, London, 79 pp.
- Grant, P. R. (ed.) 1998. *Evolution on islands*. Oxford University Press, 334 pp.
- Groh, K. 1985. Landschnecken aus quartären Wirbeltierfundstellen der Kanarischen Inseln (Gastropoda). *Bonn. Zool. Beitr.*, 36: 395-415.
- Groh, K. i Hemmen, J. 1984. Beitrag zur quartären Molluskenfauna von Porto Santo (Madeira-Archipel). *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 71: 7-15.
- Guthrie, D. A. 1992. A late Pleistocene Avifauna from San Miguel Island, California. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Sci. Ser.*, 36: 319-327.
- Hadfield, M. G. 1986. Extinction in Hawaiian achatinelline snails. *Malacologia*, 27: 67-81.
- Holdaway, R. N. 1991. Information letter of the *Newsletter of the Society for Avian Paleontology and Evolution* 5: 5-6.
- Hooijer, D. A. 1972. *Varanus* (Reptilia, Sauria) from the Pleistocene of Timor. *Zool. Meded. (Leiden)*, 47: 445-449.
- James, H. F. 1995. Prehistoric Extinctions and Ecological Changes on Oceanic Islands. In Vitousek, P. M., Loope, L. L. i Adersen, H. (Eds.) *"Islands. Biological Diversity and Ecosystem Function"*. *Ecological Studies*, 115: 87-102. Springer Verlag, Berlin.
- James, H. F. i Burney, D. A. 1997. The Diet and Ecology of the Hawaii's Extinct Flightless Waterfowl: Evidence from Coprolites. *Biol. J. Linn. Soc.*, 62: 279-297.
- Köhler, M. i Moyà, S. 1997. Ape-like or hominid-like? The positional behavior of *Oreopithecus bambolii* reconsidered. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94: 11747-11750.
- Lack, D. 1976. *Island Biology Illustrated by the Land Birds of Jamaica*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Lamberton, C. 1939. Contributions a la connaissance de la faune subfossile de Madagascar: lémuriens et cryptoproctes. *Mémoires de l'Acad. Malgache*, 27.
- MacArthur, R. H. i Wilson, E. O. 1963. An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. *Evolution*, 17: 373-387.
- MacArthur, R. H. i Wilson, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MacPhee, R. D. E. 1996. The Greater Antillean monkeys. *Rev. Ciènc.*, Ciutat de Mallorca 18: 13-32.
- Martin, P. 1967. Prehistoric Overkill. In Martin, P.S. i Wright, H.E. Jr. (eds), *"Pleistocene Extinctions: the Search for a Cause"*: 75-120. Yale University Press.
- Milberg, P. i Tylberg, T. 1993. Naïve birds and noble savages - a review of man-caused prehistoric extinctions of islands birds. *Ecography*, 16: 229-250.
- Mol, D., de Vos, J., van den Bergh, G. D. i Sondaar, P. Y. 1996. The taxonomy and the ancestry of the fossil elephants of Crete: faunal turnover and a comparison with proboscidean faunas of Indonesian

- islands. *Monographs World Archaeology*, 28: 81-98.
- Morgan, G. S. i Woods, C. A. 1986. Extinction and the zoogeography of West Indian land mammals. *Biol. J. Linn. Soc.*, 28: 167-203.
- Morton, E. S. 1978. Avian Arboreal Folivores: Why Not?. In Montgomery, G. G. (ed.), *"The Ecology of Arboreal Folivores"*. Smithsonian Institution Press: 123-130.
- Moyà, S. i Köhler, M. 1997. The phylogenetic relationships of *Oreopithecus bambolii*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 324: 141-148.
- Nowak, R. M. i Paradiso, J. L. 1983. *Walker's Mammals of the World*. Vols. 1 i 2. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Olson, S. L. i James, H. F. 1984. The Role of Polynesians in the Extinction of the Avifauna of the Hawaiian Islands. In Martin, P. S. i Klein, R. G. (eds.), *"Quaternary Extinctions. A Prehistoric Revolution"*: 768-780. The University of Arizona Press, Tucson.
- Olson, S. L. i James, H. F. 1991. Descriptions of thirty-two new species of birds from the Hawaiian Islands. Part 1. Non-Passeriformes. *Ornithol. Monogr.*, 45: 1-88.
- Owen-Smith, R. N. 1988. *Megaherbivores. The Influence of Very Large Body Size on Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 369 pp.
- Palmer, M., Pons, G. X., Cambefort, I. i Alcover, J. A. en premsa. Historical Processes versus environmental factors as determinants of inter-island differences in endemic faunas: the case of the Balearic Islands.
- Paul, C. R. C. i Altaba, C. R. 1992. Els mol·luscs terrestres fòssils de les Illes Pitiüses. *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 34: 141-170.
- Pérez-Obiol, R., Yll, E. I., Pantaleón-Cano, J. i Roure, J. M. 1996. Historia de *Buxus* y *Corylus* en las Islas Baleares durante el Holoceno. In Ramil-Rego P., Fernandez-Rodríguez C., Guitián M. (eds.), *"Biogeografía Pleistocena - Holocena de la Península Ibérica"*: 87-97. Xunta de Galicia.
- Preston, F. W. 1962. The Canonical Distribution of Commonness and Rarity. *Ecology*, 43: 185-215, 410-432.
- Rand, A. S. 1978. Reptilian Arboreal Folivores. In Montgomery, G. G. (ed.), *"The Ecology of Arboreal Folivores"*, Smithsonian Institution Press: 115-122.
- Reille, M. 1984. Origine de la végétation actuelle de la Corse sudorientale, analyse pollinique de cinq marais côtiers. *Pollen et Spores*, 16: 43-60.
- Reille, M. 1992. New pollen-analytical researches in Corsica: the problem of *Quercus ilex* L. and *Erica arborea* L., the origin of *Pinus halepensis* Miller forests. *New Phytol.*, 122: 359-378.
- Reille, M., Gamisans, J., De Beaulieu, J. L., i Andrieu, V. 1997. The late-glacial at Lac de Creno (Corsica, France): a key site in the western Mediterranean Basin. *New Phytol.*, 135: 547-559.
- Samuels, C. L. i Drake, J. A. 1997. Divergent Perspectives on Community Convergence. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 427-432.
- Seguí, B. i Alcover, J. A. en premsa. Comparison of Paleoecological Patterns in Insular Bird Faunas: a Case-Study from the Western Mediterranean and Hawaii. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*.
- Selling, O. H. 1946. Studies in Hawaiian pollen statistics. Part I. The spores of Hawaiian Pteridophytes. *Spec. Publ. Bishop Museum*, 37: 1-87.
- Simberloff, D. i Dayan, T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 22: 115-143.
- Sondaar, P. Y. 1977. Insularity and its effects on mammal evolution. In Hecht, M. K., Goody, P. C. i Hecht, B. M., *"Major Patterns in Vertebrate Evolution"*, NATO Adv. Stud. Inst. Ser., Ser. A, Life Sciences: 671-707.

- Steadman, D. W. 1986. Holocene Vertebrate Fossils from Isla Floreana, Galápagos. *Smith. Contr. Zool.*, 413: 1-103.
- Steadman, D. W. 1989a. Extinction of Birds in Eastern Polynesia: a review of the record and comparisons with other Pacific Islands Groups. *J. Archaeol. Sci.*, 16: 177-205.
- Steadman, D. W. 1989b. Fossil Birds and Biogeography in Polynesia. *Acta XIX Congr. Internat. Ornith.*, Ottawa, 2: 1526-1534.
- Steadman, D. W. 1991. Extinction of species: Past, Present, and Future. In Wyman, R. L. (ed.), "Global Climate Change and Life on Earth": 156-169.
- Steadman, D. W. 1995. Prehistoric Extinctions of Pacific Island Birds: Biodiversity Meets Zooarchaeology. *Science* 267, 1123-1131.
- Szarski, H. 1962. Some remarks on herbivorous lizards. *Evolution*, 16: 529.
- Temple, S. A. 1977. Plant-animal mutualism: coevolution with dodo leads to near extinction of plant. *Science*, 197: 885-886.
- Temple, S. A. i Owadally, A. W. 1979. The dodo and the tambalacoque tree. *Science*, 203: 1363-1364.
- Thorton, I. W. B. 1996. *Krakatau: the Destruction and Reassembly of an Island Ecosystem*. Harvard Univ. Press, 346 pp.
- Traveset, A. M. 1995 a. Seed dispersal of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) by lizards and mammals in the Balearic islands. *Acta Oecologica*, 16: 171-178.
- Traveset, A. M. 1995 b. Reproductive ecology of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) in the Balearic Islands. *Bot. J. Linn. Soc.*, 117: 221-232.
- Valkenburgh, B. van 1995. Tracking Ecology over Geological Time: Evolution within Guilds of Vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 71-76.
- Vitousek, P. M., Loope, L. L. i Adersen, H. (Eds.) 1995. *Islands. Biological Diversity and Ecosystem Function. Ecological Studies*, 115, 238 pp. Springer Verlag, Berlin.
- Wagner, W. L. i Funk, V. A. (eds.) 1995. *Hawaiian Biogeography. Evolution on a hotspot archipelago*. Smithsonian Institution Press, 467 pp.
- Wallace, A. R. 1883. *Island Life*. Macmillan, New York.
- Warble, J. A. 1985. Environmental influences on the vegetation of New Zealand. *New Zealand J. Bot.* 23: 773-788.
- Welsh, D. A. i Lougheed, S. C. 1996. Relationship of bird community structure and species distribution to two environmental gradients in the North Boreal forest. *Ecography*, 19: 194-208.
- Willemsen, G. F. 1992. A revision of the Pliocene and Quaternary Lutrinæ from Europe. *Scripta Geologica*, 101: 1-115.
- Williamson, M. 1981. *Island Populations*. Oxford Science Publications, Oxford, 286 pp.
- Witmer, M. C. and Cheke, A. S. 1991. The dodo and the tambalacoque tree: an obligate mutualism reconsidered. *Oikos*, 61: 133-137.
- Yll, E. I., Pérez-Obiol, R., Julià, R. 1994. Vegetational change in the Balearic Islands (Spain) during the Holocene. *Historical Biology*, 9: 83-89.
- Yll, E. I., Pérez-Obiol, R., Pantaleón-Cano, J. i Roure, J. M. 1997. Palynological evidence for climatic change and human activity during the Holocene on Minorca (Balearic Islands). *Quaternary Research*, 48: 339-347.